



Archiv
für
Protistenkunde

Begründet von

Fritz Schaudinn

herausgegeben von

Max Hartmann und **Adolf Pascher**
Berlin Prag

50. Band

Mit 193 Abbildungen, 8 Kurven und 4 Schemata im Text und 18 Tafeln



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1925

Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 22. Dezember 1924.)

Abhandlungen:

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 24. Januar 1925.)

Abhandlungen:

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 1. April 1925.)

Abhandlungen:

Kleinere Mitteilungen:

Besprechungen:

Zur Entwicklungsgeschichte der *Gregarina cuneata* (F. St.), mit besonderer Berücksichtigung der Entstehung des Geschlechtskerns.

Von

Borivoje Dim. Milojević
(Zoologisches Institut der Universität Beograd-Jugoslavija).

(Hierzu 8 Textfiguren.)

I. Einleitung.

Im Jahre 1920 veröffentlichte ich eine Arbeit über den Zeugungskreis der Gregarinen des Mehlwurmdarms mit besonderer Berücksichtigung der Sexualerscheinungen bei *Gregarina cuneata*, dem Hauptobjekt meiner Untersuchungen. Die Vertreter der beiden anderen Arten derselben Gattung, *G. polymorpha* und *G. Steinii*, die bekanntlich auch im selben Wirt parasitieren, haben so außerordentlich kleine generative Kerne (besonders die letztgenannte Art mit sehr kleinen Cysten), und sind im Verhältnis zu der ersten Art so schwer technisch zu bewältigen, daß von einer eingehenderen cytologischen Untersuchung Abstand genommen werden mußte. Doch konnte ich auch bei den zwei letzten Arten einige Stadien auffinden und mit entsprechenden Entwicklungsvorgängen bei *G. cuneata* vergleichen. Es gilt dies besonders für die Entstehung des Geschlechtskerns, dessen Entstehungsweise bei allen drei genannten Arten ganz ähnlich ist. Die vierte Darmgregarine des Mehlwurms, *Steinina ovalis*, wurde nicht berücksichtigt, da diese Form bei uns sehr selten ist. Cysten dieser Gregarinenart habe ich niemals beobachtet, wohl aber hier und da vegetative Stadien, meistens junge Tiere.

Da die angeführte Arbeit in serbischer Sprache und an einem ziemlich unzugänglichen Orte veröffentlicht worden ist, so dürfte es nicht überflüssig sein, deren Hauptresultate auch in diesem Archiv erscheinen zu lassen, zumal ich manche Ansicht in der Zwischenzeit geändert habe.

II. Geschichtliches und Methodisches.

Berndt (1902) hat als erster eingehend den Entwicklungskreis der *G. cuneata* untersucht, unter besonderer Rücksichtnahme der Gameto- und Sporogonie. Schon während der Encystierung konnte Berndt den Austritt des Chromatins aus dem großen Binnenkörper in den Außenkern beobachten. Am Ende dieses Prozesses verliert der Kern seine typische Form, indem seine Membran aufgelöst wird und seine Oberfläche unregelmäßige, „geflammte" Fortsätze zu bilden beginnt. Ganz ähnlich wie es Marshall (1893) bei *G. blattarum* festgestellt zu haben glaubte, zerfällt auch nach Berndt bei *G. cuneata* der Außenkern in ein System von chromatinreichen pseudopodienartigen Bruchstücken, die bald darauf an die Cystenperipherie zu wandern beginnen. Es wird also kein eigentlicher Geschlechtskern gebildet und die erste Spindel bleibt gänzlich aus. Nach Berndt beteiligt sich das blasse, sehr chromatinarm gewordene Caryosom an dieser eigenartigen Zerfallsteilung des Kerns nicht, „sondern bleibt liegen und zerfällt langsam" (p. 402). Ehe die Gameten-(„Sporoblasten"-)bildung einsetzt, „vermehren die Kernstückchen durch ... primitive mitotische Teilung schnell ihr Chromatin" (p. 402). Es entstehen dabei „Bläschen", die eigentlich den generativen Kernen späterer Autoren entsprechen sollen. Indem „Chromatinkörner" in die an der Zelloberfläche sich emporhebenden Höcker hineinrücken, entstehen die Gameten. Nach der Copulation kommen in jeder Spore 8 Sporozoiten zur Bildung, nachdem der kompakte Zygotenkern durch dreimalige direkte Teilung 8 Sporozoitenkerne gegeben hat.

Wie Berndt so findet auch Kuschakewitsch (1907) keine erste Spindel. Im Gegenteil soll nach diesem Autor bei *G. cuneata* am Beginn des Sexualprozesses eine Chromidialphase eintreten, wie es Hertwig, Schaudinn und ihre Mitarbeiter bei verschiedenen Rhizopoden gefunden zu haben glaubten. Der aufgequollene Kern büßt seine Membran ein und wird „geflammt". Sein Chromatin wurde schon vorher aus dem nunmehr blassen, sehr vakuolisierten Caryosom

ausgestoßen und in gelöstem oder feingepulvertem Zustand im ganzen Kernraum regelmäßig verteilt. Um diese Zeit, oder etwas später, hat der so veränderte und in ein Chromidium umgewandelte Kern schon die Innenfläche der Cystenmembran erreicht. Er stellt nunmehr eine Chromidialmasse dar, die sich nachher in der ganzen äußeren Plasmaschicht gleichmäßig verbreitet. Es entstehen in dieser Weise kernlose „Chromidialcysten", die der Autor zuerst als degenerative Produkte betrachtete, ähnlich den dem Untergang anheimfallenden Actinosphärien, die von Hertwig „Chromidialtiere" genannt wurden. Später ist er aber zu der Ansicht gekommen, daß „Chromidialcysten" sowohl morphologisch als auch physiologisch einen ganz anderen Wert haben und die eigentliche germinative Phase darstellen sollen. Die „Sekundärkerne" entstehen simultan in ausgebreiteter Chromidialmasse, und zwar durch lokale Kondensationen der Chromatinkörner in kleinen, mit Ausläufern versehenen protoplasmatischen Feldern, die mit den angrenzenden Vakuolenwänden direkt verbunden bleiben. Die Feldchen stellen also eine Art nicht ganz individualisierter Zellen dar. Aus diesen erstehen die Gameten durch zweimalige Teilung ohne Ruhestadium, indem nicht nur die jetzt schon gut ausgestalteten Kerne, sondern auch das dichte Protoplasma dieser „Zellen" geteilt werden. Der Zygotenkern gibt durch dreimalige direkte Teilung 8 Sporozoitenkerne.

Die Ansichten Kuschakewitsch's wurden aber alsbald von Léger und Duboscq (1909) und von Hartmann (1909) als nicht stichhaltig bezeichnet. Nach Léger und Duboscq ist „. . . . la phase chromidiale de Kuschakewitsch est eronnée" (p. 99). Die Autoren behaupten junge Cysten mit wenigen Kernen, die durch sukzessive mitotische Teilungen die Gametenkerne aus sich hervorgehen lassen, gesehen zu haben. In seinem kritischen Aufsatze kam Hartmann dagegen zu der Ansicht, daß die ersten Kernveränderungen bei *G. cuneata* „. . . . prinzipiell mit denen der Aggregaten übereinstimmen" dürften (p. 501). Er deutete sie im Sinne Moroff's (1908) als eine Zerfallsteilung des Primärkerns, unter Ausbildung von multipolaren Mitosen am Rande des stark anwachsenden, bis zur Zelloberfläche reichenden Kerns. In dieser Weise erreicht auch die ganze multiple Attraktionsapparatur die Zellperipherie.

Im Jahre 1913 habe ich auf Anregung von Herrn Professor Ž. Djordjević im Spätherbst Untersuchungen über den Entwicklungskreis der *G. cuneata* angestellt und von Anfang an viele junge Cysten mit wenigen generativen Kernen gesehen. Der Ausbruch des Krieges verhinderte meine weiteren Untersuchungen, die ich

erst im Jahre 1919 zum Abschluß bringen konnte. Als meine Arbeit im Druck war, erschien ein Aufsatz von O. Schiffmann (1919), einer Schülerin von R. Hertwig.

Im Gegensatz zu *Gregarina blattarum*, bei welcher Schiffmann „geflammte Kerne“ in jungen Cysten findet und als einen typischen Entwicklungsvorgang deutet, lassen sich nach ihr solche Gebilde schwer in den übrigen Verlauf der Beobachtungen über *G. cuneata* einfügen. Geflammte Kerne sind nach ihr bei dieser Art vielleicht schon bei den freilebenden Gregarinen gewesen. Auch konnte sie nicht entscheiden, ob Cysten mit solchen Kernen einer weiteren Entwicklung und Sporenbildung fähig sind. Der normale Entwicklungsverlauf gestaltet sich folgendermaßen: Bei freilebenden Tieren ist das Caryosom in der Einzahl vorhanden. Die „Nucleolenvermehrung“ erfolgt erst in der Cystenperiode, unmittelbar vor der Kernauflösung. Um diese Zeit tritt in der Nähe des Primärkerns ein deutlich konturiertes Bläschen auf, das wohl mit dem „Micronucleus“ (Cuénot)[1]) bei *Gregarina blattarum* zu vergleichen ist (ihre Fig. 19). Der Geschlechtskern ist schwach färbbar, wird überhaupt nur wie das Protoplasma gefärbt, während das Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gar nicht angenommen wird. Schiffmann konnte nicht feststellen, ob der winzige Geschlechtskern innerhalb des Primärkerns gebildet und sodann ausgestoßen wird, oder ob er sich erst im Zellplasma aus dem ausgetretenen Chromatin kondensiert. Als Vermehrungsteilungen betrachtet sie „Brocken . . . bei denen keine Bläschenstruktur und keine Membran mehr zu erkennen sind. Diese dürften den primitiven Mitosen der ersten Teilungsstadien bei *G. blattarum* entsprechen“ (Fig. 22 und p. 91). Nachdem diese generativen Kerne die Cystenperipherie erreicht haben, erfahren sie eine Veränderung ihres färberischen Verhaltens, indem sie jetzt die Farbe gut annehmen. An der Peripherie angelangt, teilen sich die Kerne weiter in der dichten Plasmaschicht, um Gametenkerne zu geben. Die Sporogonie verläuft dann typisch weiter. — Man muß doch hervorheben, daß an den Abbildungen von O. Schiffmann nicht das erkannt werden kann, was der Text von ihnen sagt. Die bläschenähnlichen Gebilde, die Schiffmann als Micronuclei deuten will (ihre Fig. 19 und 22) sind dies sicher nicht, wie aus dem Vergleich dieser Bilder mit jenen, die ich an entsprechenden Stadien

---

[1]) Cuénot (1901, p. 587) nennt micronoyau den ersten Segmentationskern und zugleich einen jeden generativen Kern, der von dem ersten herstammt. In der vorliegenden Arbeit wird unter Micronucleus aber nur der erste generative Kern (= Geschlechtskern) verstanden.

gefunden habe, klar hervorgeht. Ich konnte an meinen mit E.-H. gefärbten Schnitten sowohl die Veränderungen am vegetativen Teil des Großkerns, als auch den Bau und die Teilungen des Kleinkerns und seiner Nachkommen ganz klar verfolgen.

Ich habe zuerst einzelne Cysten aus dem Darm herausgenommen, abgespült und mit lauwarmer Bouin'scher Flüssigkeit übergossen. Eine Anzahl von Cysten wurde einzeln in Schnitte zerlegt, um ganz einwandfreie Schnittserien zu bekommen. Diese Methode diente jedoch nur zur ersten Orientierung. Später habe ich Darmstücke konserviert und so zugleich eine größere Anzahl von Cysten in Paraffin geschnitten. Gefärbt wurden die Schnitte meistens mit E.-H. nach Heidenhain, ab und zu mit Eosin, Bordeauxrot und Orange-G kombiniert; seltener kamen auch Hämatoxylin nach Delafield, Hämalaun und die Mallory'sche Methode zur Verwendung.

Um vorgerückte Stadien der Cystenentwicklung zur Sicht zu bekommen, muß man die entlehrten Cysten kultivieren. Nach einigen mißlungenen Versuchen habe ich die besten Resultate auf folgende einfache Weise erhalten: — Die Cysten wurden gut abgespült und zu je 10 Stück auf eine peinlichst gesäuberte Glasplatte in ein kleines, ausgebreitetes Wassertröpfchen gebracht. Die Glasplatte wurde dann als Deckel auf einen kleinen Glasklotz mit gepreßter Vertiefung gesetzt, nachdem in dieselbe etwas Wasser eingegossen wurde. Die Ränder des Glasklotzes müssen natürlich mit flüssiger Vaseline eingeschmiert werden. Die Cysten kann man so im hängenden Tropfen bequem unter dem Mikroskope beobachten und nach Bedarf (Bakterien! Pilze!) in reine Kultur überführen.

III. Eigene Untersuchungen.

1. Die Caryosombildung und der Kern der freilebenden Gregarinen.

Der Sporozoitenkern von *G. cuneata* enthält nur randständige Chromatinbrocken. Ein Caryosom fehlt gänzlich, wenigstens ein färberisch nachweisbares Caryosom. Es ist aber wohl möglich, daß seine achromatische Grundsubstanz schon bei den Sporozoiten differenziert ist. Mit dem Eintritt der Ernährungs- und Wachstums-

periode gehen Hand in Hand auch das Kernwachstum und die eigentliche Caryosomausbildung. Auch die bis zu dieser Zeit unsichtbare Kernmembran wird jetzt immer deutlicher sichtbar. Das Chromatin wird in die Kernmitte verlagert im selben Moment da der Epi- und der Protodeutomerit, die zwei sich zuerst ausdifferenzierenden Körperhauptteile, sich auszugestalten beginnen. Das Chromatin verteilt sich in der achromatischen Caryosomgrundsubstanz. Der stark assimilierende junge Parasit vermehrt sodann sein Chromatin, das in Form eines feinen Pulvers die Lininmaschen des Caryosoms bald ausfüllt. Das kompakte Caryosom ist dann schon definitiv ausgebildet, und zwar vor der Differenzierung des Proto- und Deutomeriten.

Dieser Ausgestaltungsperiode folgt nun eine Wachstumsperiode.

Der Kern des heranwachsenden Parasiten weist ein deutliches Lininmaschenwerk auf, das durch eine starke doppelkonturierte Membran vom übrigen Plasmaspumoid getrennt ist. Das Caryosom hat in seinem Innern auch ein ähnliches Lininsystem, das mit dem erstgenannten, im Außenkern ausgespannten System, kontinuierlich verbunden zu sein scheint, nur sind die Außenwände der Caryosomwaben stark verdickt. Im definitiv ausgebildeten Kern kann man immer färbbare Substanzen auch im Außenkern nachweisen. Mit den üblichen technischen Mitteln ist es aber unmöglich, diese Substanzen weiter zu analysieren, und so wissen wir nicht, ob es reines, typisches Chromatin ist, oder aber solches, dem auch andere färbbare siderophile Substanzen zugemengt worden sind.

Das Caryosom ist also eine Neubildung. Anders wäre es auch kaum denkbar, denn die generativen Kerne im Cystenstadium haben überhaupt keinen Binnenkörper, und ihre Nachkommen, die Sporozoitenkerne, müssen zuerst neue Caryosome ausbilden. Die Chromatinsubstanz des sich neubildenden Caryosoms stammt vom generativen Chromatin, ebenso wie bei den Infusorien der Macronucleus vom Micronucleus abgespalten wird. Ich bin geneigt den ganzen Prozeß der Caryosombildung im Sinne Moroff's (1908) zu deuten, nach welchem Autor auch bei den Aggregaten die Caryosombildung gewöhnlich mit dem Eindringen des jungen Parasiten in die Wirtszelle zusammenfallen soll (p. 93). Moroff sagt: „Die nach der Bildung des Caryosoms bei *Aggregata* übrigbleibenden Chromatinkörnchen bleiben sicherlich während der ganzen weiteren Entwicklung selbständig und beteiligen sich nicht an den vegetativen Prozessen der Zelle; erst bei der Vermehrung treten sie in Funktion, infolgedessen sind sie mit dem Micronucleus der Infusorien zu ver-

gleichen" (p. 152). Wollte man nun noch einen Schritt weiter machen, so könnte man sagen, daß das von den generativen Cystenkernen, also eigentlich von der ersten Mitose herstammende generative Chromatin am Anfang des vegetativen Lebens die chromatischen Caryosomsubstanzen aus sich hervorgehen läßt. Es ist einleuchtend, daß dieser Ansicht nach kein Abgrund zwischen Caryosom und peripherischem Chromatin des Sporozoitenkerns bestehen kann.

Auch Berndt ist geneigt eine Neubildung des Caryosoms anzunehmen (p. 400). Dagegen ist nach Léger und Duboscq (1904) das Caryosom schon bei eben in die Wirtszelle eindringendem Sporozoiten von *G. cuneata* zu sehen. Allerdings konnten die Autoren daneben noch einen „arc chromatique" feststellen (p. 357). Freie Sporozoiten haben sie nicht auf Caryosombildung untersucht. Es ist wohl möglich, daß unter Umständen die Differenzierung des Caryosoms auch früher eintreten kann. Diese Tatsache scheint mir doch keine prinzipielle Bedeutung zu haben, denn die Hauptsache bleibt, daß das Caryosom eine Neubildung ist. Auch Schellack hat bei *Echinomera hispida* (1907) im Sporozoitenkern kein Caryosom gefunden und ebenso Schaudinn (1900), nach welchem die Sporozoiten von *Eimeria schubergi* in ihrem Kern nur ein gleichmäßiges Kernnetz ohne Caryosom aufweisen sollen. Jameson (1920) beschreibt neuerdings bei der Gregarinenart *Diplocystis schneideri* Kunstl., aus *Periplaneta americana* einen eigenartigen Verlauf der Caryosombildung. Der Sporozoitenkern enthält zwei basophile Kappen, von denen die vordere den „Nucleolus", die hintere den „Micronucleus" bildet, und zwar in der Weise, daß die rückwärtige in das Zentrum der vorderen, stark vergrößerten Kappe zu liegen kommt. So entsteht ein Caryosom, das den „Nucleolus" und „Micronucleus" zugleich enthalten soll.

Das Caryosom bleibt in der Einzahl während der ganzen vegetativen Periode, im Gegensatz zu anderen Gregarinenarten, bei welchen es nur eine beschränkte, sogar sehr kurze Zeit dauert, um wieder zu zerfallen („Nucleolenvermehrung").

2. Bildung des Geschlechtskerns. — Generatives Chromatin und generatives Protoplasma.

Die ersten Kernveränderungen sind nur nach erfolgter Encystierung zu sehen. Der Zeitpunkt, um welchen diese Veränderungen eintreten, hängt von verschiedenen äußeren Bedingungen, vor allem von der Temperatur ab. Zunächst beginnt das Chromatin den

Binnenkörper zu verlassen, indem es in gelöster Form tropfenweise ausgeschwitzt oder als feines Pulver ausgestoßen wird. Der Rest des Caryosoms zerfällt später. Der Caryosomzerfall kann aber keineswegs als eine „Nucleolenvermehrung“ gedeutet werden. Das ausgestoßene Chromatin wird sodann an den Lininmaschen gleichmäßig verteilt. Der Kern beginnt sich alsbald beträchtlich zu vergrößern (Fig. A). Die Ursache dieser Vergrößerung liegt wahrscheinlich in der allgemeinen Lockerung des Kernmaterials und in

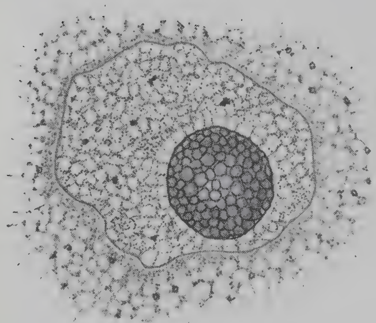


Fig. A.

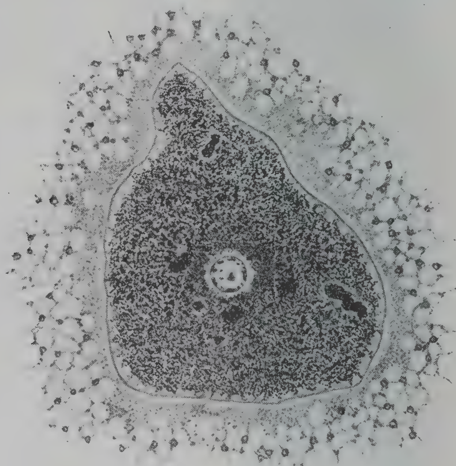


Fig. B.

Fig. A. Beginn der Kernveränderungen. Das Chromatin verläßt allmählich den Binnenkörper. Der etwas vergrößerte Kern wird unregelmäßig. Um ihn herum beginnt das generative Protoplasma sich anzuhäufen. × 1800.

Fig. B. Im Innern des Primärkerns ist der Geschlechtskern zu sehen, umgeben von Resten des Caryosoms. Das generative Protoplasma ist etwas mächtiger geworden. × 1800.

der damit Hand in Hand gehenden Veränderung der osmotischen Ströme zugunsten des Primärkerns. An den gefärbten Schnitten ist aber fast immer die Kernform mehr oder weniger unregelmäßig, indem die Membran Einbuchtungen aufweist. Keinesfalls wird aber der Kern „geflammt“. („Geflammte Kerne“ habe ich bei freilebenden, wahrscheinlich der Degeneration anheimfallenden Gregarinen gesehen, wie sie auch Kuschakewitsch beschreibt. Wie aber „geflammte Kerne“ im Cystenstadium zu deuten sind, das werden wir unten sehen.) Die unregelmäßige Form des Kerns am Anfang der Cystenperiode (Fig. A) ist m. E. ein Konservierungsprodukt.

Gleichzeitig mit dem Kern zeigt auch das Protoplasma eine typische Veränderung. In der Fig. A ist nämlich um den Kern eine dünne Schicht dichten Protoplasmas zu sehen. Parallel mit der Auflösung des Primärkerns wird diese Schicht immer mächtiger (Fig. B bis E). Im Gegensatz zum gewöhnlichen Protoplasma, das in jeder seiner Alveolen ein Paraglykogenkörperchen enthält, ist dieses neudifferenzierte Protoplasma äußerst feinmaschig, bei oberflächlicher Betrachtung sogar homogen. Es enthält keine geformten Reservestoffe. Auch Chromatin ist nicht in ihm (im Anfang wenigstens) nachzuweisen, wohl aber hie und da einige winzige siderophile Körnchen, deren Chromatinnatur angezweifelt werden kann. Dieses dichte Cytoplasma betrachte ich als generatives Protoplasma (1921 a). Das generative Protoplasma entsteht durch starke Verdickung der Alveolenwände. Es verschwinden in dieser Weise die Lumina der Alveolen. Diese Verdichtung des Protoplasmas beginnt im Alveolarsaum auf der Kernoberfläche und dringt immer tiefer in die protoplasmatische Masse jedes Individuums. Bei Doppelfärbungen färbt sich das generative Protoplasma genau so wie das gewöhnliche Protoplasma. Entsprechend seiner Bildungsweise hat das generative Protoplasma sehr unregelmäßige, „geflammte Form“ (Fig. C). Diese Form gehört also dem generativen Protoplasma und nicht dem Primärkern an. Das Wachstum des generativen Protoplasmafeldes ist ein beschränktes, wie es aus den Abbildungen leicht ersichtlich ist, denn das generative Protoplasma bildet schließlich nur eine dünne Schicht an der Cystenperipherie.

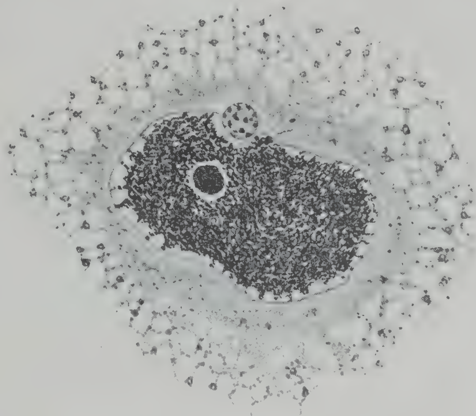


Fig. C. Aus dem vegetativen Kern wird der winzige generative Kern in das generative Protoplasma ausgestoßen. × 1800.

Nachdem das Caryosom sein Chromatin ausgestoßen hat, wird es stark vakuolisiert. Fast immer konnte ich in ihm eine große exzentrische Vakuole beobachten. Früher oder später zerfällt auch das Caryosom selbst (Fig. B), oder wird immer kleiner (Fig. C), um entweder aus dem Kernraum ausgestoßen zu werden (Fig. F), oder

um in loco allmählich resorbiert zu werden. Die Kernmembran bleibt eine Zeitlang erhalten und löst sich sodann auf (Fig. D). Nachdem das Caryosom aufgelöst ist, kann man in der Kernmitte mit aller Klarheit ein Bläschen mit Membran, Lininsystem und Chromatinbrocken sehen, vorausgesetzt nur, daß unter dem Einflusse der Konservierungsflüssigkeit ein heller Hof um dasselbe entsteht. Meines Erachtens stellt dieses Bläschen den Geschlechtskern dar (Fig. B). Der neue kleine Kern verläßt den Kernraum, indem er durch die Kernmembran ausgestoßen wird (Fig. C). Der erste generative Kern wird also intranukleär gebildet. Er hat eine sehr regelmäßige runde Form und doppelkonturierte Membran. Sein Chromatin tritt in Form von mehreren randständigen Brocken auf. Erst nachdem er in dem generativen Protoplasma angelangt ist, beginnt auch die Kernmembran sich aufzulösen um bald gänzlich zu verschwinden (Fig. D). Der Außenkern läßt dabei viele, sehr unregelmäßige Ausläufer in das generative Protoplasma hineindringen.

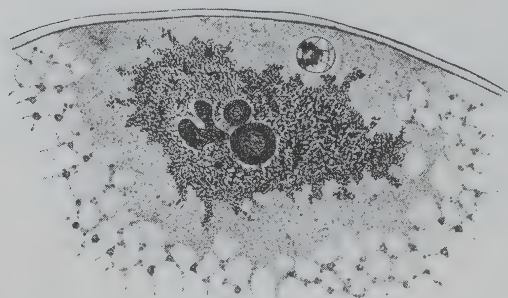


Fig. D. Das generative Protoplasma, in dem der Rest des Primärkerns und der Geschlechtskern eingeschlossen sind, ist an der Cystenhülle angelegt. Die Membran des Primärkerns ist vollständig resorbiert und der mit Chromatin stark beladene Außenkern ist mit vielen Ausläufern in das generative Protoplasma versehen. Vom Caryosom sind nebst einigen Bröckchen noch drei größere Brocken zu sehen.

Wann und wie entstehen der Geschlechtskern und das generative Protoplasma?

Ich kam früher (1920) zu der Ansicht, daß das Caryosom selbst die Bildungsstätte des ersten generativen Kerns darstellt, denn man findet den letzten bei seinem ersten Auftritt (Fig. B) in der Mitte des großen vegetativen Kerns, umgeben von spärlichen Resten des sich resorbierenden Caryosoms. Nachträgliche Untersuchungen meiner Präparate veranlaßten mich meine frühere Ansicht nur insofern zu ändern, als ich jetzt geneigt bin die Frage offen zu lassen, ob der Geschlechtskern im Caryosom oder im Außenkern ausgebildet wird. So viel steht jedenfalls fest, daß der erste generative Kern bei *G. cuneata* eine intranucleäre Neubildung ist. Die generative Chromatinkomponente kann zwar bei gewissen Gregarinenarten (Jameson, 1920) in das sich ausbildende Caryosom (samt der Attraktions-

apparatur?) verlagert werden, aber das Caryosom selbst ist eine ephemere, zuweilen sogar eine äußerst kurzdauernde und transitorische Bildung, wie ich es einmal bei den Vertretern einer und derselben Gattung *Gregarina* hervorgehoben habe (1921 b). Die Lokalisation des generativen Chromatins im Caryosom ist entweder eine dauernde (während der ganzen vegetativen Periode bei den freilebenden Gregarinen), oder eine vorübergehende. Dagegen kommt bei gewissen Arten mit sehr früh zerfallendem Caryosom das generative Chromatin überhaupt nicht im Binnenkörper selbst zur Ablagerung.

Das randständige Chromatin im Sporozoitenkern stammt im ganzen vom generativen Chromatin der ersten Mitose. Nachdem nun dieses Chromatin durch Wachstum und Differenzierung die chromatische Caryosomsubstanz geliefert hat, erfährt der übrigbleibende winzige Teil des generativen Chromatins eine tiefgreifende Veränderung seines färberischen Verhaltens, nachdem er zuerst in einen inaktiven Zustand übergetreten ist: das generative Chromatin nimmt nämlich während der vegetativen Periode sehr schlecht, wenn überhaupt, die Farbe an. Deswegen kann man die idiochromatische Komponente im Kern freilebender Gregarinen mit den üblichen technischen Mitteln nicht sichtbar machen und ihre eventuelle Lokalisation im Außenkern oder im Binnenkörper feststellen. Der letztere enthält zwar vielfach zwei Substanzen, die sich färberisch verschieden verhalten (Hesse, 1909); ihre tinktoriellen Reaktionen sind aber durchaus nicht zuverläßlich, denn dieselben Substanzen färben sich oft ganz verschieden. Nach Bastin dürfen diese Reaktionen nicht als ein Ausdruck der differentiellen Färbung etwa des typischen und trophischen Chromatins aufgefaßt werden. Dieser Autor glaubt aber doch, daß das Caryosom zwei Substanzen enthält, von denen nur eine die Chromosomen bilden soll (p. 341).

Was das generative Protoplasma betrifft, so ist auch seine Entstehungsgeschichte im Dunkel geblieben, obwohl die *Gregarina cuneata* geradezu das günstigste Objekt für die Untersuchung dieses Plasmagebildes darstellt. Da es parallel mit dem Geschlechtskern zum Vorschein kommt und bei Ausbildung der Gameten mitverwendet wird, so kann man dieses generative Material als den formatorisch aktiven Plasmaanteil betrachten, ebenso wie der Geschlechtskern im Beginn der Cystenperiode den funktionell aktiven Chromatinanteil repräsentiert. Die ganze generative Masse, sowohl die chromatische, als auch die protoplasmatische, wird also schon am Beginn der Fortpflanzungsperiode herausdifferenziert. Es fragt sich nun, ob auch das formative Protoplasma durch die Generationen-

folge kontinuierlich übertragen wird, oder ob es unter dem Einflusse des wieder aktivierten generativen Chromatins erst aus dem gewöhnlichen Protoplasma herausdifferenziert wird. Die Lösung dieser Frage könnte eine prinzipielle Bedeutung für das Vererbungsproblem haben.

Wenn ich an dieser Stelle die Befunde anderer Autoren einer kritischen Betrachtung unterziehen will, muß ich zunächst hervorheben, daß die Kernsubstanzen der Gregarinen in recht ungleichen Sonderungsarten vorkommen. Kein Wunder, daß die Entwicklungsvorgänge, besonders die verwickelte Anordnungsfolge der Chromatinbestandteile, auch als recht verschieden beschrieben wurden. Was zunächst die negativen Befunde von Berndt und Kuschakewitsch betrifft, so scheiden dieselben einfach aus der Diskussion aus. Die „geflammten Kerne“, die nach diesen Autoren in den typischen Entwicklungsverlauf hineinpassen sollen, entsprechen augenscheinlich dem generativen Protoplasma mit eingeschlossenen Resten des Primärkerns und mit neuen, generativen Kernen (vgl. auch die gleich zu besprechende Fig. G). Schiffmann übersah gänzlich das generative Protoplasma, das ich an allen Schnitten an entsprechenden Stadien ausnahmslos gefunden habe.

Es sei an dieser Stelle hervorgehoben, daß das generative Protoplasma von vielen Autoren auf verschiedensten Entwicklungsstufen gesehen und gezeichnet wurde, keiner von ihnen hat aber dieses Gebilde in seiner richtigen Bedeutung erfaßt. Zwar haben es Schellack bei *Echinomera hispida* (1907) und Léger und Duboscq (1909) bei *Pterocephalus nobilis* erwähnt, konnten aber nicht das Schicksal des eigenartigen Plasmagebildes von Anfang bis Ende verfolgen, wie ich es getan habe. Bei den zwei genannten Daktylophoriden verlassen die generativen Kerne in den weiblichen Individuen die Cystenperipherie vor der Gametenbildung, um sich wieder im ganzen Cytoplasma zu zerstreuen. Die Kerne wandern aber zunächst in eigentümlichen Zügen und ihnen voran gehen große Kugeln stark verdichteten Protoplasmas (Léger und Duboscq 1903, Fig. 4). Die beiden französischen Autoren drücken sich über die Bedeutung dieser protoplasmatischen Gebilde aus wie folgt: „Pour nous, en accord avec Schellack, il s'agit là simplement d'ilôts de cytoplasme germinatif“ (1909, p. 60). Auch bei *Aggregata (Eucoccidium) eberthi* (1908) beschreiben diese Autoren ein „cytoplasme germinatif“, das aber diesmal von den Kernsubstanzen herstammen sollte. Trégouboff (1914) erwähnt ein germinatives Protoplasma bei *Stenophora juli* (p. 22), ohne sein Schicksal verfolgt zu haben.

Es genügt nur einen Blick auf die zahlreichen Abbildungen verschiedener Autoren zu werfen, um sich zu überzeugen, daß dieses Protoplasma bei den Gregarinen sehr weit, wahrscheinlich auch ganz allgemein verbreitet ist. Das generative Protoplasma umgibt entweder einzeln oder gruppenweise die winzigen generativen Kerne. (Vgl. die Abbildungen von Brasil, 1905, von Léger und Duboscq, 1903, 1909, von Bastin, 1919 u. a. m.) Auch die Fig. 2—4 von Schnitzler möchte ich in demselben Sinne deuten, wie ich es für meine Fig. B—D getan habe. Das unregelmäßige, dichte Feld mit großen Vakuolen und erster Mitose entspricht augenscheinlich dem in Zerfall begriffenen Primärkern im generativen Protoplasma an meiner Fig. F. Seine Fig. 4 entspricht wahrscheinlich meiner Fig. E, indem sie die erste Spindel im generativen Protoplasma neben dem Rest des Primärkerns aufweist.

In der umfangreichen Gregarinenliteratur sind recht verschiedene Bildungsweisen des Geschlechtskerns angegeben worden. Die Autoren widersprechen einander sowohl in den Ansichten über die Ausgangssubstanzen, als auch über die Bildungsstätte des ersten generativen Kerns. Nach dem Vorgang von Bastin (1919, p. 362—363) könnte man folgende Bildungstypen aufstellen:

Typus I. Die erste mitotische Figur entsteht vom „Micronucleus", der im Cytoplasma, nach der Auflösung des Primärkerns, rekonstituiert wird. Das Caryosom scheint sich an diesem Prozeß nicht zu beteiligen. Nach Bastin entsprechen diesem Entwicklungsmodus die Befunde von Siedlecki bei *Monocystis* (*Lankesteria*) *ascidiae* (1899), von Cuénot bei *Diplocystis* (1901), von Prowazek bei *Monocystis agilis* (1902), von Léger und Duboscq bei *Pterocephalus nobilis* (1909) und von Galtzoff bei *Geneiorhynchus monieri* (1911).

Ich möchte aber hervorheben, daß die Homologisierung der angeführten Fälle nur unter der Voraussetzung möglich ist, daß auch bei *Monocystis ascidiae*, *Diplocystis* und *Geneiorhynchus* die erste Mitose von einem intranucleär entstandenen Micronucleus (= „Bläschen", „Kleinkern" nach Prowazek) herstammt, so wie es für *Monocystis* und *Pterocephalus* von Prowazek und Léger und Duboscq festgestellt zu sein scheint. Es ist durchaus wahrscheinlich, daß Siedlecki, Cuénot und Galtzoff bei den genannten Arten den intranucleären Geschlechtskern übersehen haben. Cuénot hat tatsächlich (Taf. XXI, Fig. 51) den winzigen, bläschenähnlichen Kern im Ruhestadium nahe dem Primärkern gefunden, ohne aber seine Herkunft erklären zu können. Nach Prowazek (S. 299—300) und Léger und Duboscq (1909, p. 47) ist der Micronucleus allerdings

schon intranucleär definitiv abgeformt und braucht nicht erst im Cytoplasma rekonstituiert zu werden. Im Protoplasma ist der Geschlechtskern dagegen immer in Teilung begriffen. Wenn wir nun in diesem Sinne den Bastin'schen Typus I modifizieren wollen, so gehören demselben noch einige Gregarinenarten an. Vor allem ist hier die *Echinomera hispida* zu nennen, bei der Schellack ein intranucleäres Bläschen (= Geschlechtskern) gefunden hat, das nach dem Zerfall des großen Kerns die erste Mitose gibt (Taf. X, Fig. 20 und 30). Endlich können hier auch die Vertreter der Gattung *Gregarina* hinzukommen. Bei *G. cuneata, polymorpha* und *Steini* konnte ich den intranucleären Geschlechtskern nachweisen. Die ersten Kernveränderungen im Cystenstadium bei *G. ovata* (Schnitzler 1905) wurden oben schon mit jenen von G. *cuneata* homologisiert.

Es sei noch hervorgehoben, daß die Entstehung des Geschlechtskerns bei *G. cuneata* und *Pterocephalus nobilis* außerordentlich ähnlich verläuft, mit Ausnahme der Ausbildung des generativen Protoplasmas. Meine Fig. B entspricht der Fig. 9, Taf. I von Léger und Duboscq (1909). [Diese letzten sprechen allerdings nur mit Reserve von diesem Stadium bei *P. nobilis*, das sie interpretieren „sans certitude, comme l'ébauche du micronucléus“, p. 47.]

Typus II. Die Spindel ist intranucleär. Das Caryosom wird in das Cytoplasma ausgestoßen, oder bleibt im Kernraum ohne sich an der Spindelbildung zu beteiligen. Diesem Typus sollen nach Bastin einige *Monocystis*-Arten angehören (Mrázek [1]), 1899, Cuénot, 1901, Cecconi, 1902).

Hierher könnte man m. E. auch den Typus 1 von Brasil (1905, Taf. IX, Fig. 2) zählen, der drei Typen bei den *Monocystis*-Arten aufgestellt hat. Ferner sind an dieser Stelle vielleicht auch *Ophryocystis schneideri* (Léger, 1907, Taf. VII, Fig. 41) und *Schyzocystis gregarinoides* Taf. VI, Fig. 45) zu erwähnen.

Typus III. Bei der Bildung der ersten mitotischen Figur findet sowohl das „nucleäre“ (vom Außenkern herstammende), als

---

[1]) An der Abb. 1 von Mrázek ist die Centrosphäre (= Micronucleus) bei *Monocystis* aus *Rhynchelmis* in einiger Entfernung vom intakten Primärkern dargestellt, also extranucleär. Ich möchte diesen Fall (vgl. besonders Fig. 2 von Mrázek) eher mit dem ersten als mit dem zweiten Bastin'schen Typus vergleichen, denn er ähnelt mehr jenem, der von Siedlecki bei *Monocystis ascidiae* beschrieben ist. Übrigens muß man zuerst die Veröffentlichung der ausführlichen Arbeit von Mrázek abwarten, die meines Wissens noch nicht erfolgte. (Im Jahre 1920 hat mir Mrázek persönlich die zahlreichen Abbildungen und Tafeln gezeigt. Damals hatte er sich aber nach 20 Jahren noch nicht entschlossen, die Arbeit in extenso zu veröffentlichen.)

auch das karyosomale Chromatin Verwendung. Die Spindel selbst ist intranucleär. Nach Bastin gehören hierher einige Monocystisarten (Brasil) und *Metamera schubergi* (Lyndhurst Duke). [Es handelt sich hier eigentlich um Typus II von Brasil, Taf. IX, Fig. 12—14, den der Autor jedoch mit den Befunden Cuénot's (vgl. dessen Fig. 11, 13 und 14) bei Monocystideen identifiziert.]

Typus IV. Die erste Spindel entsteht im Cytoplasma (extranucleär), die Chromosomen haben aber eine nucleoläre Herkunft. Eine solche doppelte Herkunft findet Bastin bei *Monocystis rostrata* Muls. (Mulsow, 1911)[1]) und nicht ohne Reserve auch bei *Kalpidorhynchus arenicolae* (Robinson, 1910).

Vielleicht könnte man auch den Fall von *Diplocystis schneideri*, der von Jameson (1920) eingehend beschrieben worden ist, mit dem bei *M. rostrata* vergleichen. Im Gegensatz zu den anderen *Diplocystis*-Arten, die oben besprochen wurden, bildet sich bei *D. schneideri* an der Kernmembran eine Strahlung aus, die sich bald teilt. Unterdessen hat sich das Caryosom schon vollständig aufgelöst. Das Kernreticulum, eingeschlossen in eine dünne Membran, ist mit Brocken und feinem Chromatinpulver beladen. Die Kernmembran reißt, und der „Micronucleus", d. h. die idiochromatische Komponente des zusammengesetzten Caryosoms (vgl. oben!) bildet die Chromosomen der ersten progamen Mitose aus, bei deren Ausbildung nur ein kleiner Teil des Primärkerns Verwendung findet.[2])

Typus V. Die erste Spindel ist intranucleär; die 8 Chromosomen entstehen ausschließlich vom Nucleolus (Caryosom). Bastin rechnet hierher: *Monocystis agilis* (Bastin) und vielleicht *Rhynchocystis hessei* (Cognetti de Martiis, 1911).

Bei *M. agilis* scheint das Caryosom nach Bastin aus zwei Substanzen zusammengesetzt zu sein. Nach dem Zerfall des Caryosoms werden von Chromatinbrocken 8 Chromosomen gebildet. Oft ist im Kern nur das zu Chromosomen organisierte Chromatin zu sehen (p. 341). Im Gegensatz aber zu allen anderen Gregarinenarten konnte der Autor bei seiner *M. agilis* die integrale Verwendung des Primärkerns bei der Ausbildung der ersten progamen

---

[1]) Mulsow selbst deutet allerdings seine Befunde auf folgende Weise: „Anders verläuft der Vorgang bei dem von mir untersuchten Objekt. Der Teilungsapparat für die erste Mitose wird von dem großen ursprünglichen Kern geliefert, das Idiochromatin tritt in Gestalt von Chromosomen direkt in die fertige erste Spindel ein" (p. 36). Nach Mulsow liegt dieser Entwicklungsmodus bei den meisten Gregarinen vor.

[2]) Zitiert nach Bělař, Arch. f. Protistenk. Bd. 42 p. 442, 1921.

Mitose feststellen („. . . . la participation de tout le contenu nucléaire à la première division du noyau des grégarines enkystées“, p. 358). Doch konnte Bastin nicht „le premier début de l'apparition du fuseau“ (342) beobachten.

Nach Bastin haben auch Cuénot (1901, Fig. 13) und Brasil (1905, Fig. 19—24) diesen Entwicklungsmodus bei den Monocystideen schon angegeben; Brasil betrachtet den Fall sogar als seinem „troisième exemple de mitose“ angehörend, indem er ihn mit der typischen Caryokinese der Metazoenzellen vergleicht, da ein Teil des Chromatins das Caryosom verläßt und sich ein Spirem ausbildet. Nach Bastin beziehen sich aber die entsprechenden Abbildungen der genannten Autoren auf die Art *M. agilis.*

Was die Befunde von Cognetti de Martiis betrifft, so sind dieselben sehr spärlich. Der Autor selbst vergleicht seinen Fall mit Typus III von Brasil, nämlich die Prophase der ersten Teilung. Das Caryosom zerfällt in sekundäre Caryosome und „pochi cromosomi foggiati a cordoncino sinuoso“ (p. 222). Es bildet sich eine Sphäre aus, und bevor die Chromosomen in die erste Spindel (deren Entstehung der Autor nicht verfolgen konnte) übertreten, wird auch die Kernmembran aufgelöst (Taf. IX, Fig. 23—24).[1]

Obwohl die angeführten Typen auf den ersten Blick recht verschieden zu sein scheinen, sind sie doch vielfach durch Übergänge verbunden. Die verschiedenen Entwicklungsweisen bei den untersuchten Gregarinen sind m. E. auf die zwei folgenden Typen zurückzuführen:

A) *Gregarina cuneata*-Typus. — Der winzige Geschlechtskern wird intranucleär definitiv ausgebildet und tritt im Bereich des großen vegetativen Kerns in Form eines Bläschens auf. Er hat eine doppelkonturierte Membran, randständiges Chromatin und bringt die Attraktionsapparatur mit. Der Geschlechtskern enthält das Idiochromatin, welches im Außenkern oder im Binnenkörper als Reservechromatin im Anfang der vegetativen Periode zur Ablagerung gekommen war. Während dieser Periode bleibt die Attraktionsapparatur im Innern des großen vegetativen Kerns und zieht wahrscheinlich das Idiochromatin in seine Nähe. Am Beginn der Fortpflanzungsperiode organisieren sich dann die genannten Substanzen

[1] Die Angaben von Cognetti de Martiis beziehen sich aber auf *Monocystis parendrili* C. de M. und nicht auf *Rhynchocystis hessei*, wie es Bastin (p. 363) behauptet.

und ein Teil des angrenzenden Achromatins zu einem typischen Kern (Geschlechtskern, Micronucleus). Die erste Mitose bildet sich nur außerhalb des vegetativen Kerns — eventuell im generativen Protoplasma — aus. Der weitaus größte Teil des vegetativen Kerns wird resorbiert.

Als diesem Typus angehörend betrachte ich folgende Arten:

Gregarina cuneata, *G. polymorpha*, *G. Steini* (alle drei nach eigenen Untersuchungen), *G. ovata* (nach Schnitzler) und wahrscheinlich auch alle andere Arten derselben Gattung, ebenso wie *Lankesteria ascidiae* (Siedlecki), *Diplocystis* (Cuénot), *Monocystis* aus *Lumbricus* (Prowazek), *Pterocephalus* (Léger und Duboscq), *Geneiorhynchus* (Galtzoff), und *Echinomera* (Schellack), mit der Anmerkung, daß mir eine Nachuntersuchung der letzten sieben Formen sehr wünschenswert erscheint.

B) *Monocystis magma*-Typus. Es wird überhaupt kein Geschlechtskern als solcher gebildet. Die germinativen Substanzen treten im Anfang der Fortpflanzungsperiode sogleich in Gestalt einer Mitose auf, indem die individuelle Kernform vorübergehend aufgegeben wird. Der in der Nähe des vegetativen Kerns im Cytoplasma eingeschlossene Attraktionsapparat bildet die erste Spindel aus und zieht die Chromosomen an, die sich vorher aus dem im Innern des Großkerns suspendierten (oder im Caryosom abgelagerten) Geschlechtschromatin organisiert hatten. Die erste Spindel kann entweder extranucleär gebildet werden und die Kernoberfläche nur berühren, oder aber sie dringt mehr oder weniger tief in den vegetativen Kern ein und wird intranucleär. Sie kann aber auch intranucleär gebildet werden (L. Duke). Ein kleinerer oder größerer Teil der Kernsubstanzen zerfällt dabei und beteiligt sich nicht an der Ausbildung der ersten mitotischen Figur. Im extremen Falle bildet sich der ganze Kern in die erste Spindel um, wie es für die typische Caryokinese charakteristisch ist.

Hierher gehören verschiedene Monocystisarten (Mulsow; Cuénot; C. de Martiis; Cecconi; Brasil; Bastin), *Metamera Schubergi* (L. Duke), *Kalpidorhynchus arenicolae* (Robinson), *Ophryocystis, Schizocystis* (Léger) und *Diplocystis* (Jameson).

Nach Bastin wären die verschiedenen Entwicklungsmodi der ersten Mitose von der Chromatinquantität des vegetativen Kerns, d. h. von seiner Größe, abhängig (p. 364—365). Z. B. der Kerndurchmesser bei *Diplocystis* kann nach Cuénot bis 80 μ betragen, bei *Monocystis agilis* beträgt er nach Bastin dagegen nur ca. 15 μ und enthält somit nicht mehr von der chromatischen Substanz, als

es eben für die erste Mitose nötig ist. Kein Wunder, daß der ganze Kern zur Bildung der ersten Mitose mitverwendet wird. *Monocystis magna* hat einen mäßig großen Kern, von dem ein Teil bei der ersten Mitose abgeworfen wird. In dieser Weise wären vielleicht die Übergangsformen bei dem *Monocystis*-Typus zu erklären. Die Sache scheint mir doch nicht so einfach zu sein, denn *Gregarina cuneata* hat einen 19 μ großen Kern mit Caryosom von ca. 10 μ im Durchmesser, bei *G. polymorpha* ist der Kern unwesentlich kleiner, dagegen bei *G. Steini* beträgt er nur ca. 12 μ. Diese Maße beziehen sich auf die größten Individuen, die ich beobachtet habe.

Wenn man, nach dem Vorgang von Cuénot den Geschlechtskern einen „Segmentationskern“ (1901, p. 587) nennen will, so kann man für seine Bildungsweise ein Analogon in der Entstehung des Segmentationskerns bei den Metazoen finden. Bekanntlich vereinigen sich bei *Echinus* im Befruchtungsakt die beiden Pronuclei, um einen typischen Kern zu bilden. Dagegen bei *Ascaris* kommt es überhaupt nicht zu einer Verschmelzung der Vorkerne, und der eigentliche Segmentationskern bleibt aus. Es wird hier nur durch Teilung der Attraktionsapparatur eine Spindel ausgebildet, die sodann die Chromosomen aufnimmt, indem diese von den bis dorthin selbständig gebliebenen Vorkernen geliefert werden. Dies soll nur ein bildlicher Vergleich sein und nichts mehr, indem auch bei den Gregarinen entweder ein Segmentationskern gebildet wird, oder er bleibt gänzlich aus und wird sogleich durch eine Mitose ersetzt.

3. Das Verteilen der generativen Kerne und des generativen Protoplasmas im Cystenraum.

Die Vermehrungsteilungen erfolgen nur im generativen Protoplasma (Fig. E—H). Die generativen Kerne sind also nicht im ganzen Cystenkörper unregelmäßig zerstreut, wie es Autoren bei anderen Arten beschrieben haben. Das generative Protoplasma spielt dabei eine bedeutende physiologische Rolle. Der vegetative Kern zerfällt und seine Teile verkleinern sich fortwährend, als ob sie schmelzen. Es entstehen auf diese Weise kleinere oder größere chromatinreiche Vakuolen (Fig. F), die dann aufgelöst und seitens des generativen Protoplasmas resorbiert werden. Das letzte wird infolgedessen sehr reich an gelösten Chromatinsubstanzen und färbt sich in diesem Stadium mit E.-H. etwas stärker als das gewöhnliche Protoplasma. Parallel mit dem Fortschreiten der Vermehrungsteilungen geht auch die Kernparzellierung und Resorption,

obwohl man keine Regel in diesem Sinne aufstellen kann. Auch wird um diese Zeit das ganze generative Material an die Cystenperipherie transportiert. Die Auflösung der Kernmembran, Caryosomzerfall, Parzellierung und Resorption des vegetativen Kerns, Vermehrungstempo der Cystenkerne im generativen Protoplasma, ebenso wie das Anlegen des ganzen Ausgangsmaterials der Gameten an die Innenfläche der Cystenmembran, wo die Gametenbildung stattfinden soll — alle diese Vorgänge können sich gegeneinander zeitlich verschieben. Aus einem Vergleich der Fig. D bis G geht dies mit aller Klarheit hervor. In einem Falle (Fig. D) hat das generative Protoplasma mit dem eingeschlossenen Geschlechtskern schon die Cystenperipherie erreicht, wogegen die Fig. G einen

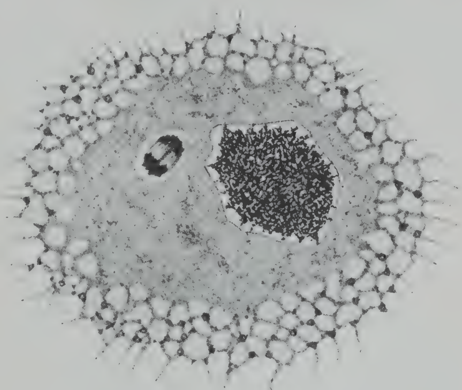


Fig. E. Erste Mitose im generativen Protoplasma, in der Nähe des sich resorbierenden vegetativen Kerns, dessen Caryosom gänzlich zerfallen und dessen Membran noch erhalten ist. (Im Schnitt ist nur ein Teil des Großkerns zu sehen.) × 1800.

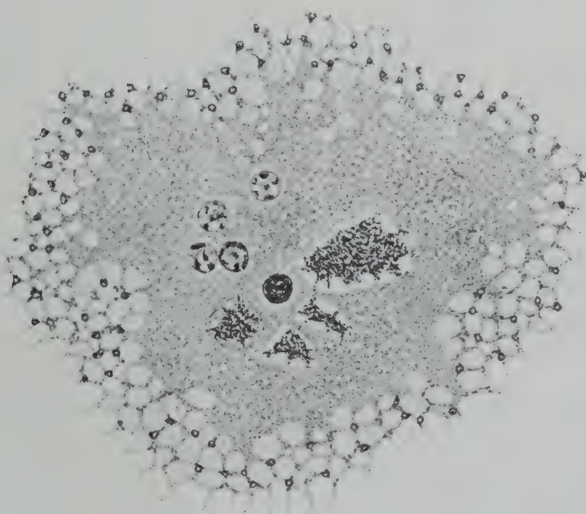


Fig. F. Stadium mit 4 generativen Kernen. Der Großkern ist parzelliert worden. der Caryosomrest befindet sich im generativen Protoplasma. × 1800.

Fall darstellt, in welchem das generative Protoplasma eine Menge von Cystenkernen enthält und doch sehr weit von der Zellmembran entfernt ist. Auch der Fall ist sehr häufig, daß ein Individuum in der Entwicklung vorangeht. Mit Cuénot (p. 608) möchte auch ich der Asynchronie in den angeführten Vorgängen keinen zu großen Wert beilegen, am wenigsten in denselben ein Zeichen des Sexualdimorphismus erblicken. Ich bin eher geneigt die zeitlichen Verschiebungen der Entwicklungsvorgänge als individuelle Entwicklungsvariationen zu deuten.

Das formative Protoplasma, dessen Aktivität besonders in einer regen Assimilierung des in Zerfall begriffenen vegetativen Kerns zum Ausdruck kommt, ist auch Sitz einer Bewegung. Es ist wie ein aktiv ausgebreitetes rhizopodenartiges Tierchen im gewöhnlichen Protoplasma suspendiert (Fig. G). Ich stelle mir vor, daß die generative Protoplasmamasse aktiv die Cystenperipherie erreicht, indem sie auch die generativen Kerne mitbringt. An der Cystenperipherie angelangt, stellt sie zuerst eine dicke Schicht dichten Protoplasmas dar, in dem die zahlreichen Kerne ungleichmäßig verteilt sind. Alsdann beginnt dieses Protoplasma mit seinen schmalen Rändern immer weiter unter der Cystenmembran vorzudringen (Fig. H), indem es immer dünner wird. Endlich ist nur noch ein Saum dichtstrukturierten Proto-

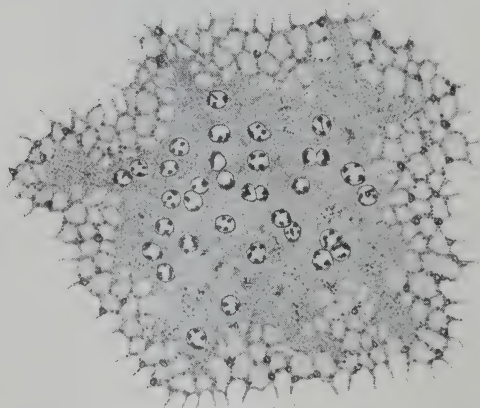


Fig. G. Stadium mit vielen generativen Kernen, die im generativen Protoplasma zerstreut sind. Das letzte hat eine sehr unregelmäßige, „geflammte“ Form. × 1800.

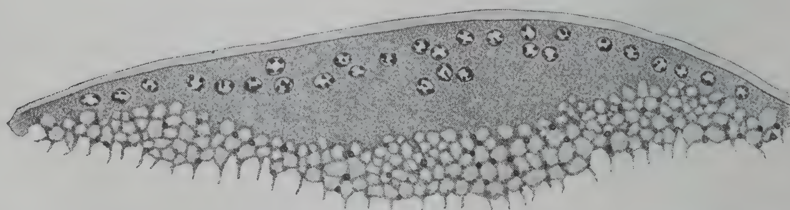


Fig. H. Periphere Lage des generativen Protoplasmas mit Kernen, vor seiner Ausbreitung in der äußeren Schicht des Cytoplasmas. × 1800.

plasmas mit einer einzigen Schicht von winzigen Kernen unter der Cystenmembran zu sehen. Dieses Endstadium wurde nun von vielen Autoren gesehen, doch hatte keiner von ihnen die vorhergehenden Entwicklungsstufen des generativen Protoplasmas eruiert.

Auf der Fig. D ist eine Prophase des Geschlechtskerns zu sehen. Das Chromatin ist zu einem hufeisenförmigen, spiremähnlichen Gebilde zusammengedrungen und im Kernnetz ausgespannt. Die doppelkonturierte Kernmembran ist besonders deutlich.

Die Fig. E stellt die erste Mitose dar, die ich zweimal gesehen habe. Die Spindel ist von einem hellen Hof umgeben, der wohl als ein Konservierungsprodukt zu deuten ist. Im dichten generativen Protoplasma sind keine Strahlungen zu sehen, denn das Centrosom ist im Innern des Kerns eingeschlossen und die Kernmembran bleibt auch während der Teilung erhalten. Zwischen den Tochterplatten sieht man einen schwärzlichen Streifen. Ich konnte nicht entscheiden, ob dieser Achsenstab eine Centrodesmose im Sinne Heidenhain's, oder ein axiales Chromosom (Léger und Duboscq, 1909) darstellt. Es ist auch durchaus nicht ausgeschlossen, daß er ein Produkt der konzentrischen Differenzierung nach E.-H.-Färbung ist, indem die innersten Spindelfasern länger die angehäufte Farbe beibehalten (vgl. auch Siedlecki, p. 525). Die Chromosomenzahl in der ersten Mitose konnte ich ebenfalls nicht feststellen.

Einmal wurde ein Zweikernstadium und ebenso ein Stadium mit vier Kernen gefunden (Fig. F). In beiden Fällen waren die Kerne entsprechend kleiner als der Geschlechtskern, doch war ihr Bau deutlich ausgeprägt und durch das Vorhandensein einer Membran, randständigen Chromatins und einer schwer nachweisbaren innenständigen Attraktionsapparatur ausgezeichnet. Besonders oft konnte ich Stadien mit mehreren und recht vielen Kernen finden (Fig. G).

Berndt und Kuschakewitsch haben in ihrem „geflammten Kern“ (nach mir = generatives Protoplasma + Rest des vegetativen Kerns + generative Kerne) nur deshalb die kleinen Kerne vermißt, weil sie die Farbe allzu stark beim Differenzieren ausgezogen haben. Dagegen hat Schiffmann Stadien, auf denen noch kein generatives Protoplasma ausgebildet war — und somit auch keine erste Mitose — als Vermehrungsteilungen gedeutet (ihre Fig. 19).

Die Kernteilungen in dem Stadium mit wenigen Kernen sind selten zu sehen. Schnitzler konnte z. B. nur Ruhestadien beobachten. Dieser Umstand, ebenso wie die Kleinheit der Cystenkerne, erschweren ungemein eine cytologische Untersuchung, und deshalb

mußte von einer solchen Abstand genommen werden. Ich möchte an dieser Stelle nur folgendes hervorheben:

Die Membran bleibt auch während der Teilung erhalten und schließt ein feines Kernnetz, das Centrosom und 4 Chromosomen ein. Das Caryosom bleibt während der ganzen Vermehrungsperiode gänzlich aus. Die Kernteilung ist eine primitive Mitose mit innerem Centrosom, wie es auch Schnitzler bei *G. ovata* beschreibt. In der Prophase scheint ein Spirem gebildet zu werden. In der Anaphase konnte ich oft 4 Chromosomen in jeder Tochterplatte zählen. In der Telophase ist die Spindel oft leicht gekrümmt. Die Vermehrungsteilungen sind nicht synchron.

Nachdem die Kernteilungen beendet sind, furcht sich das hyaline generative Protoplasma in so viele Portionen ab, als es in ihm Kerne gibt. So entstehen die Gameten.

Einige Kerne beteiligen sich nicht an der Gametenbildung und bleiben zerstreut im Cystenkörper, um im weiteren Verlauf der Entwicklung zugrunde zu gehen. Mit Cuénot, Brasil und Bastin betrachte ich dieselben nicht als spezifische „somatische Kerne“, die von den übrigen generativen Kernen abgespaltet werden sollen, sondern als solche, die nicht zur richtigen Zeit die Zelloberfläche erreicht hatten, und deswegen degenerieren müssen.

Die ausgebildeten Gameten sind äußerst winzig. Auf dem „Perlenstadium“ sind sie im lebenden Zustande als helle Tröpfchen unter der Cystenmembran deutlich zu sehen. Der große vereinigte Plasmarest gerät alsbald in gut sichtbare, dennoch nicht lebhafte Bewegungen, indem er sehr breite Lobopodien ausbildet, um die Copulanten zusammenzubringen. Diese interessanten Bewegungen konnte ich regelmäßig in meinen Cystenkulturen beobachten. Nachdem die Copulation beendet ist, verlagert sich der protoplasmatische Rest an die Cystenperipherie, indem das Cytoplasma jetzt in mehreren radialen Strömen gegen die Cystenmembran zu fließen beginnt. Nach kurzer Zeit findet man die Copulae in der Cystenmitte und die grobvakuoläre Restkörpermasse an der Peripherie, wo sie alsbald beginnt die Sporodukten auszubilden.

An den gefärbten Schnitten konnte ich mit größter Mühe einige Veränderungen an den Gameten beobachten, die ich wohl mit Schnitzler und Léger und Duboscq (1909, bei *Gregarina Munieri*) als den Reduktionsvorgang deuten möchte. Die unreifen Gameten haben einen dichtstrukturierten, sich stark färbenden Kern. Ich

habe den Eindruck bekommen, als ob sich bei allen Gameten in einer Cyste an einem ihrer Pole ein Richtungskörperchen ausbilde, nachdem sich der Kern heteropolar geteilt hat, ebenso wie nach Léger und Duboscq die zweite Reifeteilung bei *G. Munieri* heteropolar sein soll. Auch Tregouboff (1914) beschreibt bei *Stenophora juli* eine heteropolare Teilung des Gametenkerns, und neuerdings Bastin bei *Monocystis agilis.* Ob auch bei *G. cuneata* eine zweite Reifeteilung stattfindet, konnte ich nicht feststellen. Übrigens haben meines Wissens nur Léger und Duboscq (1909, p. 96—97) und Bastin (p. 367) zwei Reifeteilungen bei den Gregarinen direkt gesehen.

Die Frage nach der Chromatinreduktion bei den Gregarinen steht noch vielfach im Dunkel und erheischt weitere Untersuchungen. Der von Paehler (1904) und Schnitzler (1905) zum ersten Male beschriebene Reduktionsvorgang muß heute noch als eine strittige Stelle im Zeugungskreis der Gregarinen bezeichnet werden, besonders der Ort dieses Vorganges im Entwicklungscyclus. Siedlecki deutet die Ausstoßung des Caryosoms und des größten Teiles des Kerninhaltes während der Geschlechtskernbildung als eine echte Reduktion.[1]) Nach Caullery und Mesnil (1900), Prowazek (1902), Brasil (1905) und Jameson (1920) werden am Beginn der Fortpflanzungsperiode bei den Gregarinen nur die zwei Komponenten, der somatische und der generative Kern, die in einem doppelwertigen Kern vereinigt waren, voneinander getrennt. Die eigentliche Reduktion aber, findet nach Brasil während der ersten zwei Mitosen statt. Mulsow glaubt dagegen den Reduktionsvorgang in den letzten Vermehrungsteilungen bei *Monocystis rostrata* gesehen zu haben, wodurch die Zahl der Chromosomen von acht auf vier reduziert wird. Nach Bastin vollzieht sich die Reduktion bei *Monocystis agilis* ebenfalls in zwei letzten Teilungsschritten (7. u. 8. Teilungsschritt), und zwar ist der erste von ihnen „heterotypisch“ und der zweite „homoeotypisch“ (p. 367). Paehler, Schnitzler u. a. m. finden den Reduktionsvorgang bei den Gameten selbst. Neuerdings nehmen aber Dobell und ein Schüler von ihm, Jameson (1917, 1920), an, die Reifeteilung finde bei der ersten metagamen Teilung statt. Nach dieser letzten Ansicht wären also die freilebenden Gregarinen haploide Organismen und die diploide Phase wäre nur sehr kurze

[1]) Siedlecki sagt: „Wir glauben indes, daß in der Ausstoßung des Caryosoms und des größten Teiles des Kerninhaltes während der ersten Stadien der Conjugation zweier Gregarinen, eher eine echte Reduktion als nur eine Reinigung des Kernes zu sehen ist“ (1899 p. 535).

Zeit, im Synkaryon der Zygote, realisiert, um schon nach der ersten metagamen Teilung zu dem haploiden Zustand herabzusinken. Es ist m. E. durchaus nicht ausgeschlossen, daß die Gregarinen keinen einheitlichen Reduktionstypus aufweisen, ebenso wie wir bei ihnen zwei Typen der Geschlechtskernbildung gefunden haben. Neue Untersuchungen, sowie Nachuntersuchungen sind dringend nötig für die endgültige Lösung dieser Frage.

Die Gameten sind schon reif im Moment als sie das Copularium — den mit Flüssigkeit ausgefüllten Raum zwischen Cystenmembran und Cytoplasma — erreichen. Der Kern der reifen Gameten enthält eine kompakte Chromatinmasse. Der Gametenkörper ist sphärisch oder oval, zuweilen an einem Ende ausgezogen, doch kann man keine konstanten Verschiedenheiten feststellen, die als ein Ausdruck des Sexualdimorphismus zu deuten wären. Vielleicht ist es aber nur wegen der exzessiven Kleinheit dieser Elemente bei *G. cuneata* sehr schwer solche Differenzen festzustellen, denn es ist sehr wahrscheinlich, daß bei allen Gregarinenarten die Individuen zweigeschlechtlich differenziert sind.

Die Copulae sind unmittelbar nach erfolgter Gamentenverschmelzung sphärisch. Der Zygotenkern ist lockerer als der Gametenkern und schickt sich bald zu der ersten metagamen Teilung an. Diese, sowie die zwei folgenden Teilungen, haben einen mitotischen Charakter, im Gegensatz zu den Angaben von Berndt und Kuschakewitsch.

Schon während der ersten metagamen Teilung zieht sich der Zygotenkörper etwas aus und nimmt ein subsphärisches Aussehen an. In der Prophase sind vier randständige Chromatinkügelchen zu sehen, die bald in acht geteilt werden, und das Centrosom, das fast immer in der Zweizahl vorhanden ist. Ich konnte nicht feststellen, ob dieser Zustand eine Folge der Zweiteilung der Attraktionsapparatur ist, die durch eine Gamete in die Zygote eingeführt wird. Wenn dem so ist, dann wären die Gameten sexualdimorph, indem etwa nur die männlichen Gameten ein Centrosom enthalten würden. In der Metaphase fallen deutlich die sich intensiv färbenden Centrosomen an den Polen der Spindel auf, verbunden durch einige Zentralfasern, die etwas stärker die Farbe aufnehmen. Im Endstadium der Anaphase konnte ich die beiden Tochterplatten mit je 4 Chromosomen und einem davorbefindlichen Centrosom feststellen. Die Vermehrungsteilungen und die erste metagame Teilung sind also durch

Spaltung einer vollen Chromosomengarnitur charakterisiert. Die Reifeteilung erfolgt also an einem anderen Ort im Entwicklungskreis dieser Gregarine, und zwar bei den abgeformten Gameten.

Die zwei weiteren metagamen Teilungen weisen denselben mitotischen Charakter auf, nur sind jetzt die Spindeln äußerst winzig. Das Caryosom bleibt noch immer aus, und die Kerne zeigen eine rein wandständige Lagerung des Chromatins. Erst bei dem sich anheftenden Sporozoiten beginnt der Kern sich zu verändern. Damit sind wir an dem Punkt angelangt, von dem die Schilderung ihren Ausgang genommen.

Beograd, den 12. April 1924.

Literaturverzeichnis.

Bastin, A. (1919): Contribution à l'étude des Grégarines monocystidées. Bull. Biol. de la France et de la Belgique T. 53.

Berndt, A. (1902): Beitrag zur Kenntnis im Darme der Larve von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1.

Brasil, L. (1905): Nouvelles recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. Arch. de Zool. expér. et gén. 4° Série T. 4.

Caullery, M. et Mesnil, F. (1900): Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégarines. Arch. d'Anat. Micr. T. 3.

Cecconi, G. (1902): De la sporulation de Monocystis agilis Stein. Ibid. T. 5.

Cognetti de Martiis, L. (1911): Contributo alla conoscenza delle Monocisdee e dei loro fenomeni riproduttivi. Arch. f. Protistenk. Bd. 23.

Cuénot, L. (1899): Sur la prétendue conjugaison des Grégarines. Bibl. anat. Nancy T. 7.

— (1901): Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. de Biol. T. 17.

Galtzoff, P. (1911): Beobachtungen über den Bau und die Entwicklung der Zygoten von Geneiorhynchus mounieri A. Schn. Zool. Anz. Bd. 38.

Hartmann, M. (1909): Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kernteilungen und generative Chromidien bei Protozoen. Biol. Zentralbl. Bd. 29.

Hesse, E. (1909): Contribution à l'étude des Monocystidées des Oligochètes. Arch. de Zool. expér. et gén. 5e Série T. 3.

Jameson, A. P. (1920): The chromosome cycle of gregarines, with special reference to Diplocystis schneideri Kunstler. Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. 64.

Kuschakewitsch, S. (1907): Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. Arch. f. Protistenk. Suppl. I.

Léger, L. (1907): Les Schizogrégarines des Trachéates. I. Le genre Ophryocystis. Ibid. Bd. 8.

— (1910): Les Schizogrégarines des Trachéates. II. Le genre Schizocystis. Ibid. Bd. 18.

Léger, L. et Duboscq, O. (1903): La reproduction sexuée chez Pterocephalus. Arch. de Zool. expér. et gén. (Notes et Revue No. 9) 4e Serie T. 1.

— — (1904): Nouvelles recherches sur les grégarines et l'épithélium intestinal des Trachéates. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.

— — (1908): L'évolution schizogonique de Aggregata (Eucoccidium) Eberthi. Ibid. Bd. 12.

— — (1909): Études sur la sexualité chez les Grégarines. Ibid. Bd. 17.

Lyndhurst Duke, H. (1910): Some observations on a new Gregarine (Metamera Schubergi n. gen., n. sp.). Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. 55.

Marshall, W. St. (1893): Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. Arch. f. Naturgeschichte Bd. 1, 59. Jahrg.

Milojević, B. (1920): O seksualitetu kod gregarina iz larve Brašnara (Tenebrio molitor). Glasnik hrv. prirodoslovnog društva Bd. 31.

— (1921 a): Sur le protoplasma génératif chez Gregarina cuneata. C. R. Soc. de Biol. Paris T. 84.

— (1921 b): Sur les transformations du Caryosome chez les Grégarines (à propos d'une nouvelle espèce: Gregarina mrázeki). Ibid. T. 85.

Moroff, Th. (1908): Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten als Grundlage einer kritischen Studie über die Physiologie des Zellkernes. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

Mrázek, A. (1899): Studia o Sporozoích. Věstn. Král. Čes. Společn. Náuk.

Mulsow, K. (1911): Über Fortpflanzungserscheinungen bei Monocystis rostrata n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 22.

Paehler, F. (1904): Über die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von Gregarina ovata. Arch. f. Protistenk. Bd. 4.

Prowazek, S. (1902): Zur Entwicklung der Gregarinen. Ibid. Bd. 1.

Robinson, M. (1910 : On the reproduction of Kalpidorhynchus arenicolae (Cughm.). Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. 54.

Schellack, C. (1907): Über die Entwicklung und Fortpflanzung von Echinomera hispida A Schn. Arch. f. Protistenk. Bd. 9.

Schiffmann, O. (1919): Über die Fortpflanzung von Gregarina blattarum und Gregarina cuneata. Ibid. Bd. 40.

Schnitzler, H. (1905): Über die Fortpflanzung von Clepsidrina ovata. Ibid. Bd. 6.

Siedlecki, M. (1899): Über die geschlechtliche Vermehrung der Monocystis ascidiae. R. Lank. Bull. intern. de l'Acad. des Sci. de Cracovie.

Trégouboff, G. (1914): Sur l'évolution sexuelle de Stenophora juli A. Schn. et la position systématique de la famille des Sténophorides L. et D. Arch. de Zool. expér. et gén. T. 54 No. 2.

Notes sur quelques Protistes coprocoles.

Par
A. Alexeieff.

(Avec 2 figures dans le texte et planches 1—3.)

Pseudospirillum coprocola **mihi 1917** (Planche 1).

Ce microorganisme a été trouvé dans le purin, où il s'était surtout bien développé un mois après la formation du voile.

Ce protiste a la forme d'un croissant ou d'un S italique; ses extrémités sont amincies. Sur le vivant on distingue quelques vacuoles à contours peu nets et des granules assez réfringents; ces granules présentent une métachromasie très nette sur des préparations colorées par le bleu de toluidine. Le noyau se trouve à peu près au milieu du croissant; il se colore très bien avec l'hématoxyline de Delafield, et assez souvent se présente comme une sphérule massive, dans laquelle cependant on peut distinguer quelques grains qui se colorent d'une façon plus intense (Pl. 1, Fig. 1—3); dans d'autres cas le noyau a l'aspect d'une vésicule avec un caryosome central et la chromatine périphérique séparée du caryosome par un espace incolore (Pl. 1, Fig. 10); c'est en somme un protocaryon, dont le caryosome cependant est constitué par un ensemble de grains sidérophiles unis entre eux d'une façon assez lâche. Parfois on observe le noyau avec un caryosome excentrique ou plus exactement périphérique (Pl. 1, Fig. 11); nous invoquerons cette disposition quand nous aurons à evisager les affinités de notre protiste.

Pseudospirillum se multiplie par un mode de division assez particulier; ce mode se rapproche de la division transversale, mais présente les particularités suivantes: les cloisons sont obliques et

la division dans la plupart des cas n'est pas binaire, mais aboutit à la formation de 3 jusqu'à 6 individus-fils.

La division binaire est très rare (Fig. 16 de la Pl. 1); le plus souvent on rencontre la division en 3 individus-fils et alors une cloison se forme d'ordinaire avant l'autre, ce qui conduit a ce qu'il y a un individu définitivement délimité, tandis que les deux autres ne sont pas encore séparés l'un de l'autre (Fig. 17 de la Pl. 1, où comme on le voit les deux noyaux inférieurs n'ont pas encore eu le temps de revenir à la structure de noyau au repos). L'ensemble de ces formes en division prend un aspect très spécial à cause de ce que les cloisons obliques sont à peu près parallèles entre elles, — notamment cet ensemble évoque l'idée d'un croissant coupé en plusieurs morceaux suivant des plans obliques sous le même angle (Pl. 1, Fig. 18 et 19, 22—25). Etant donné que le *Pseudospirillum* est incurvé non pas dans un plan, mais dans l'espace—suivant le pas d'une vis, les cloisons séparant les individus-fils semblent aussi suivre une direction un peu spiralée (de même que les noyaux des individus fils ne restent pas rangés sur la même ligne).

On recontre souvent des cellules divisées en 4 (Pl. 1, Fig. 20, 22 et 23). Lorsque les individus-fils n'ont pas encore obtenu leur liberté, ils ont une forme particulière: une extrémité (plus rarement les deux) est étirée et recourbée comme une sorte d'appendice caudal qui du reste s'applique étroitement contre l'élément contigu (Pl. 1, Fig. 24); cette disposition s'explique par le fait que l'individu fis a déjà acquis la forme en fuseau et est obligé de faire passer ses extrémités à côté des individus-fils adjacents.

Notre *Pseudospirillum* rappelle par certains traits morphologiques le *Paraspirillum Vejdovskii* Dobell (1911). En effet ce dernier est également fusiforme (cependant avec des extrémités moins aiguës) et renferme aussi des mucosomes. Cependant il y a des différences importantes: 1. *Paraspirillum* est très mobile, — pourvu d'un flagelle à chaque extrémité il se déplace par un mouvement continu — comme s'il se vissait dans l'eau; tout au contraire, *Pseudospirillum* est immobile [1]); 2. le mode de multiplication est différent: *Paraspirillum* se multiplie par division transversale binaire, tandis que la schizogonie chez notre *Pseudospirillum* conduit le plus souvent à la formation de 3—6 individus-fils (plus rarement a lieu une division binaire),

[1]) Etant donné que la forme de notre protiste est assez variable, on pouvait supposer qu'il jouit d'une certaine flexibilité (ce qui a été noté par Dobell pour *Parasp. Vejdovskii*). En dessinant le même individu toutes les deux minutes pendant 10 minutes je n'ai observé aucun changement de forme.

— à noter ici également la disposition oblique des cloisons si particulière; 3. le caractère différentiel le plus décisif est fourni par le trait de structure suivant: *Pseudospirillum* a un noyau bien défini et pour moi cela suffit pour affirmer qu'on ne peut pas le ranger parmi les bactéries, tandis que le corpuscule qui se trouve au centre du *Paraspirillum Vejdovskii,* contrairement à l'assertion de Dobell n'est pas un noyau, mais une formation mitochondriale (chondriome). Dans un autre travail (1924) j'ai exposé en détail les nombreuses raisons qui m'ont amené à considérer le „noyau diffus“ des Bactéries comme un système mitochondrial et à affiirmer que les Bactéries et les Cyanophycées sont des acaryobiontes et même achromatinobiontes. Là j'ai montré également que les corpuscules sidérophiles de *Bacillus* (*Fusiformis*) *termitidis* pris par Hölling pour des noyaux ne sont en réalité que les mitochondries.

On pourrait m'objecter que si les mitochondries des Bactéries ne se colorent pas par l'hématoxyline de Delafield et autres colorants dits nucléaires, le corpuscule unique de *Paraspirillum Vejdovskii* est coloré par ces derniers. A cela je répondrai qu'il se passe dans la sporulation des bacilles un changement très particulier de la colorabilité des mitochondries: dès que celles-ci se trouvent amassées dans l'ébauche sporale, elles commencent à se colorer avec le carmin aluné, avec l'hématoxyline de Delafield et autres colorants basiques. Par conséquent on ne peut pas attribuer à cette différence une importance très grande et l'on doit dire que la chromatine se colore avec les colorants nucléaires, mais tout ce qui se colore avec ceux-ci n'est pas forcément de la chromatine. Les cloisons à direction oblique pendant la division chez le *Pseudospirillum* rappellent la disposition identique dans la sporulation des *Amoebidium* (*A. parasiticum* Cienk. et *A. recticola* Chatton; comp. en particulier mes Fig. 16—25 de la Pl. 1 avec la Fig. 4 de Chatton 1906).

Cette ressemblance doit être superficielle étant donné que chez l'*Amoebidium* les spores se forment, à l'intérieur d'une membrane d'enveloppe commune bien développée.[1])

En décrivant le noyau chez *Ps. coprocola* j'ai noté que parfois le caryosome est situé à la périphérie du noyau. La même structure est réalisée dans les spores des Sarcosporidies qui présentent à peu près la même forme extérieure (en banane suivant la com-

---

[1]) Cependant on doit se demander si chez le *Pseudospirillum* il n'existe une enveloppe semblable: en faveur de cette supposition parle la disposition si spéciale des éléments fils avec leurs prolongements caudaux appliqués étroitement contre les éléments voisins sans que ces prolongements fassent saillie vers l'extérieur.

paraison classique), de même que les fentes obliques qui cependant ne semblent pas aboutir à une division complète de la spore en deux. Mais ici il s'agit également d'une ressemblance fortuite.

Il n'en est probablement pas de même lorsqu'il s'agit de certains Ascomycètes inférieurs, où on trouve très souvent, on pourrait même dire en règle générale, cette structure du noyau avec un caryosome disposé à la périphérie et en quelque sorte enchâssé comme une lentille biconvexe dans la membrane nucléaire; en particulier presque toutes les levures ont un noyau de ce type.[1])

La Fig. 26 de la Pl. 1 représente les formations aciculées que j'ai trouvées dans le contenu intestinal des têtards de grenouilles (*Rana temporaria* et *Rana esculenta*) pris dans les environs de Paris; j'incline à considérer ces éléments comme des ascosporos d'un Asomycète. Parmi ces spores quelques-unes avaient un noyau avec un caryosome périphérique (v. le 5e élément à partir de gauche dans la Fig. 26 de la Pl. 1) et ces éléments présentaient une ressemblance frappante avec le *Pseudospirillum coprocola*.[2]) A propos de ces éléments fusiformes des têtards je dois dire qu'ils représentent peut-être les spores de *Monospora bicuspidata* Metchnikoff parasitant comme on sait les Daphnies.

Pseudospirillum coprocola n'est pas rare et certainement il a été déjà vu par d'autres observateurs. Ainsi Hoelling (1910) dans son travail sur le *Fusiformis termitidis* parle en passant d'un „*Fusiformis*" provenant de l'eau douce (à Manguinhos) et il le figure avec un noyau très net (caryosome central entouré d'une zone incolore, membrane nucléaire bien différenciée), — pour moi il n'est pas douteux que c'était là un *Pseudospirillum* (comp. les Fig. 18 et 19 de la Pl. 15 de Hoelling avec les Fig. 1—14 de ma Pl. 1).

En résumant ce chapitre nous pouvons dire. — *Pseudospirillum coprocola* mihi 1917. Cellules uninucléées de forme aciculée, le plus souvent courbées en croissant. Noyau à membrane très nette, parfois avec un caryosome situé à la périphérie. Plasma à structure alvéolaire renfermant quelques mucosomes (petits et rares). Multiplication par cloisonnement oblique qui conduit à la formation de 2 à 6 individus-fils qui souvent acquièrent la forme en fuseau avant

---

[1]) De même que le *Blastocystis enterocola* que je range au voisinage des levures.

[2]) L'organisme énigmatique *Sergentella hominis* Brumpt trouvé par les fréres Sergent dans le sang d'un indigène d'Alger ressemble beaucoup à ces éléments aciculés des têtards. Il est possible que là également il s'agissait des spores d'un Ascomycète.

la séparation d'avec les individus adjacents. Affinités incertaines, probablement doivent être cherchées du côté des Ascomycètes inférieurs (unicellulaires) tels que les Blastomycètes.

Sur un noveau Flagellé coprozoite *Apusomonas proboscidea* mihi 1917 (Textfig. A).

Le Flagellé que j'ai proposé de désigner sous ce nom a été trouvé dans la macération de crottin frais une semaine après l'établissement de cette macération (en Finlande au mois de février).

Ce Flagellé n'a été représenté que par quelques rares individus qu'on rencontrait dans le voile superficiel ainsi que sur le fond du vase (qui était large et peu profond) parmi les parcelles solides de crottin. En même temps que l'*Apusomonas proboscidea* dans cette macération s'étaient développés en grand nombre *Chlamydophrys stercorea, Bodo saltans, Monas* sp. et *Cercomonas* sp., 8 jours après je n'ai pu déceler un seul individu d'*Alphamonas*, tandis que les autres protistes que je viens d'énumérer persistaient.

Etant donné le petit nombre d'individus d'*Alphamonas* (il fallait examiner plusieurs préparations pour en rencontrer un seul), j'ai dû me limiter à étudier cette forme *in vivo.* Dans le but de rencontrer ce protiste et d'en faire une étude cytologique j'avais fait plusieurs ensemencements en partant de la culture initiale; mais je n'ai pas réussi à l'observer de nouveau. Certainement c'est un protiste très rare. J'exposerai donc ici quelques observations que j'ai pu faire.

La forme du corps d'*A. proboscidea* (Fig. A, 1—3) est irrégulièrement ovale avec l'extrémité antérieure légèrement rétrécie. Le corps est assez fortement aplati dans le sens dorso-ventral; en effet — la longueur mesure 10 μ, la largueur 8 μ, tandis que l'épaisseur ne mesure que 4—5 μ (et encore dans la partie médiane du corps, la plus épaisse). Il faut également noter une certaine assymétrie: le côté gauche présente une courbe moins prononcée que le côté droit et souvent il est même presque rectiligne (Fig. A, 4).

Si le côté gauche fait dans quelques cas une saillie vers son milieu, cela vient de ce qu'il est refoulé dans cette région par la vésicule pulsatile se trouvant en pleine diastole. La vésicule pulsatile se trouve toujours du côté gauche du Flagellé et est situeé très superficiellement (Fig. A, 1 et 3).

Si l'on observe *Apusomonas* de profil (v. en particulier les Fig. 12 à 15 de la Fig. A, où les individus ont été représentés par le côté gauche), on constate que le corps est non seulement aplati dorso-

ventralement, mais présente encore la particularité suivante: sa face dorsale est convexe, tandis que la face ventrale est légèrement concave. L'excavation ventrale étant à peine prononcée on peut comparer la forme générale d'*Apusomonas* avec un canot primitif à fond très épais. Etant donné que l'épaisseur du fond de ce canot diminue surtout rapidement à son extrémité antérieure (la proue du canot dans notre comparaison), si l'on observe le Flagellé de trois quarts, on a l'impression que sur la face ventrale il y a une fente largement ouverte qui s'étend plus ou moins loin à partir du pôle antérieur (Fig. A, 12—13).

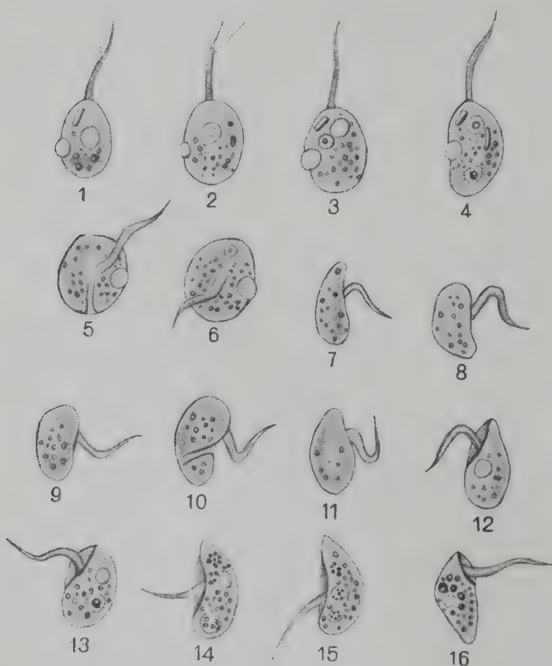


Fig. A de texte.
Apusomonas proboscidea (*in vivo*). Fig. 1—4 vu par la face dorsale; fig. 5—6 vu par la face ventrale (à noter la situation de la vésicule pulsatile près du côté gauche); Fig. 7—11 vu par le côté droit; Fig. 12—15 vu par le côté gauche; Fig. 14—16 coloration vitale avec le Nilblau.

Après avoir ainsi décrit la configuration générale de notre Flagellé, passons à l'étude de l'organite qui détermine son déplacement, c'est à dire du flagelle, d'autant plus qu'il présente ici des caractères très particuliers.

Le flagelle d'*Apusomonas* ayant une longueur qui dépasse à peine celle du corps frappe par son épaisseur insolite; cette épaisseur change beaucoup à partir de son extrémité distale vers la base. Si l'on suit le flagelle en allant dans le sens indiqué on note que son diamètre augmente graduellement à peu près sur un tiers de sa longueur, après quoi l'augmentation de son diamètre cesse (ou à peu près) et les deux tiers proximaux du flagelle se présentent comme une formation régulièrement cylindrique. Ce flagelle est fixé non pas au pôle antérieur du corps, comme cela a lieu pour la plupart des Flagellés, mais à l'union du tiers antérieur avec le tiers moyen. Si

en observant le Flagellé par la face dorsale on a l'impression que le flagelle part directement de l'extrémité antérieure du corps, cela vient de ce que le plasma d'*Apusomonas* assez réfringent n'est pas transparent et de cette façon la partie du flagelle qui passe sous le corps jusqu'au point de son insertion sur la face ventrale ne se voit pas (comp. les Fig. 1—4 avec les Fig. A 5 et 6).

Le plasma d'*Apusomonas* est dense, non vacuolisé et très réfringent, surtout si l'on observe le Flagellé de profil ce qui s'explique par l'épaisseur considérable du corps (se rappeler l'aplatissement dorso-ventral); le plasma est peu granuleux, cependant on peut y distinguer quelques inclusions tantôt bacilliformes, tantôt arrondies qui se trouvent parfois près de l'extrémité postérieure du corps (Fig. A, 4, 13—15). Plusieurs fois j'ai observé dans la partie antérieure du corps un bâtonnet très réfringent disposé sous un angle aigu par rapport à l'axe longitudinal du corps (Fig. A, 1, 3—4); ce bâtonnet rappelle beaucoup la bandelette buccale bien connue chez certaines espèces de *Monas* où elle présente la même situation. Le périplaste assez bien développé a l'air d'être un peu épaissi sur la face dorsale du corps; la présence du périplaste bien individualisé exclue la possibilité des déformations du corps de notre Flagellé.

Chez les individus tués par le liquide de Lenhossek on peut distinguer le noyau; il se trouve à peu près au milieu du corps, un peu plus près cependant de son extrémité antérieure; c'est un protocaryon typique avec un gros caryosome central (Fig. A, 2).

Quelquefois j'ai pu noter encore certains détails de structure de notre Flagellé; étant donné cependant qu'ils ne sobservaient que sur quelques individus, on doit se demander si ce n'étaient pas là des formations anormales provoquées par un séjour prolongé dans les conditions défavorables (entre lame et lamelle). Il s'agit de deux sillons dont l'un se trouve sur la face ventrale (Fig. A, 5) — c'est un sillon longitudinal qui s'étend à partir du milieu du corps jusqu'à son extrémité postérieure; l'autre sillon à direction transversale aboutit à la face ventrale (Fig. A, 10).

Je passerai maintenant à l'étude physiologique d'*Apusomonas* et décrirai son mode de déplacement et de nutrition.

Il faut distinguer deux modes de déplacement. — 1. Le flagelle est tendu suivant toute sa longueur et sa partie distale seule est légèrement écartée d'un côté (à droite, v. Fig. A, 1 et 2); cette extrémité distale disposée assymétriquement par rapport au plan sagittal bat sur l'eau, tandis que le reste du flagelle (les deux tiers épais) est immobile comme le manche d'un fouet (Fig. A,

1—4, — la ligne pointillée marque la limite de la position du flagelle). De ce mouvement du flagelle résulte un déplacement de notre Flagellé; cette progression assez lente s'effectue sans à coups, par une sorte de glissement et ne s'accompagne pas d'une rotation sur l'axe longitudinal du corps comme cela arrive chez la plupart des Flagellés. Le flagelle est courbé en S italique (cette courbure du reste varie pendant les mouvements du flagelle); étant donné que le mouvement du flagelle s'effectue surtout énergiquement (= rapidement) quand il s'abaisse de haut en bas (plus exactement d'avant en arrière) — à la façon de la hache d'un bûcheron qui s'abaisse plus vite qu'elle ne s'élève, — il y a une réaction de la part de l'eau, réaction qui est dirigée en sens inverse, c'est à dire en avant. Ce mode d'action du flagelle a pour résultat le déplacement d'*Apusomonas* en avant par à-coups. On observe souvent le passage d'un mode de progression à un autre.

Je n'ai pas observé le mode d'ingestion des proies. Il est probable que le flagelle dans les mouvements suivant le deuxième mode (Fig. A, 6—15) détermine un courant alimentaire, c'est à dire dirige les diverses particules qui se trouvent au voisinage vers le plasma, dans lequel elles pénètrent dans les endroits où le périplaste est surtout mince, ce qui se trouve réalisé dans les sillons en admettant naturellement que ces sillons font partie de la structure normale de notre Protiste. Et en effet le sillon transverse représenté dans la Fig. A, 10 rappelle beaucoup un cytostome. Quoiqu'il en soit la coloration vitale avec le bleu de Nil permet de constater la présence des vacuoles digestives disséminées dans tout le corps du Flagellé (Fig. A, 14 et 15). Pendant la première phase de la digestion les bactéries ingérées se colorent en bleu foncé (réaction acide) et sont pour la plupart placées directement dans le plasma (Fig. A, 14); ensuite ces bactéries s'entourent d'un liquide et de cette façon est constituée une vacuole digestive typique (secondairement), dans laquelle les bactéries se colorent avec le bleu de Nil en violet (Fig. A, 16) ou en lilas clair (c'est le passage à la réaction alcaline).

La structure particulière d'*Apusomonas* qui ne ressemble à aucun type des Flagellés libres incolores, d'un autre côté le fait de son apparition dans le crottin frais, de même que sa disparition rapide, tout ceci m'a conduit au début à admettre que ce Flagellé est un parasite de l'intestin du cheval. Cependant les Protistes parasites des Mammifères sont ordinnairement très peu résistants et une fois sortis de leur milieu habituel périssent bientôt. Néanmoins on peut noter certains traits de structure communs chez notre

Apusomonas et chez quelques Flagellés parasites de l'intestin des Ruminants, en particulier *Piromonas communis* LIEBETANZ: chez ce dernier le flagelle est inséré sur le côté assez loin de l'extrémité antérieure du corps et se recourbe en arrière. En somme il faut en convenir que la ressemblance entre *Apusomonas* et *Piromonas* est assez superficielle.

Si nous sommes amenés à ecarter la supposition que notre Flagellé est un parasite intestinal du cheval, par contre il est très plausible que ses kystes avaient traversé le tube digestif du cheval; le fait que l'*Apusomonas* s'est développé dans une macération de crottin frais paraît en témoigner. S'il en est ainsi ce Flagellé doit être considéré comme un coprocole endogène.

Nous avons trop peu de données pour placer l'*Apusomonas proboscidea* dans un groupe des Flagellés déterminé; à cause de cela je me bornerai à examiner les ressemblances que notre *Apusomonas* présente avec certains Flagellés.

Le flagelle extrêmement épais d'*Apusomonas*, presque un tentacule qui par son aspect rappelle un peu la trompe d'éléphant,[1]) doit-il être comparé à la trompe („Schnabel" de KLEBS) de *Rhynchomonas nasuta* KLEBS? *R. nasuta* après KLEBS (1892) a été étudié par PARISI (1910) et surtout par BĚLAŘ (1915).[2]) La trompe chez ce Flagellé diffère beaucoup par sa structure (on peut y distinguer le flagelle proprement dit et la partie périphérique plasmatique) du flagelle unique de l'*Apusomonas*. De plus *Rhynchomonas* a un flagelle récurrent qui fait défaut chez l'*Apusomonas*. Enfin la vésicule pulsatile chez *Rhynchomonas* se trouve près de l'extrémité antérieure du corps et non pas sur le côté comme chez notre Flagellé. *Rhynchomonas* à n'en pas douter est une forme voisine du genre *Bodo*, tandis que l'*Apusomonas* selon toute probabilité n'a rien de commun avec *Bodo*.

Il existe un vaste groupe des Flagellés, chez lesquels le flagelle atteint souvent les dimensions considérables, ce sont les Eugléniens. En particulier chez certains Peranemaceae (p. ex. *Dinema griseolum*, diverses espèces d'*Anisonema*), le flagelle récurrent est extrêmement épais et s'épaissit graduellement à partir de son extrémité distale libre jusqu'à l'entrée dans le plasma. Ce flagelle récurrent chez les

---

[1]) C'est à cet aspect que fait allusion la dénomination spécifique, quoique cependant ce flagelle parfois pourrait être plutôt comparé avec une défense d'éléphant (v. Fig. A, 14—16, — chez les individus en train de mourir).

[2]) Je noterai ici en passant que PARISI a trouvé *Rhynchomonas nasuta* dans une macération du contenu de l'intestin de *Periplaneta orientalis*.

Peranemaceae est courbé en arc, se dirige en arrière et est plutôt rigide, — il ne présente aucunement cette flexibilité que nous avons notée pour le flagelle d'*Apusomonas.* Par contre le flagelle ordinairement unique et dirigé en avant des Eugleninae est extrêmement souple et son épaisseur est souvent considérable. La structure du noyau chez l'*Apusomonas,* si elle diffère de la structure caractéristique pour la plupart des Eugleninae (chromospirocaryon), rappelle par contre la structure simple du noyau des Peranemaceae inférieurs (*Copromonas subtilis, Euglenopsis vorax*).

La présence chez l'*Apusomonas* des deux sillons — longitudinal et transversal (si seulement ces sillons ne sont pas déterminés par le processus de dégénérescence) rappelle la disposition analogue chez les Dinoflagellés. Cependant dans le sillon transversal de notre Flagellé fait défaut le flagelle si caractéristique pour les Dinoflagellés et qui fonctionne comme une membrane ondulante.

Le sillon longitudinal rappelle un peu la gouttière dans laquelle chez *Costia necatrix* Henneguy (ectoparasite de la peau des Truites) sont placés les flagelles. Chez *C. necatrix* s'observe le même aplatissement dorso-ventral et la même incurvation générale du corps en forme d'une cuiller; la vacuole pulsatile est également située assymétriquement à gauche par rapport au plan sagittal. Le déplacement de *Costia* se fait suivant 4 ou 5 modes différents. La structure du noyau, le plasma très réfringent, le périplaste bien développé, — tous ceci sont les traits communs entre *Costia* et *Apusomonas,* et en se basant sur ces ressemblances on pourrait admettre la parenté des deux genres. Cependant il ne faut pas oublier que chez *Costia* il y a un sillon constant en forme de fer à cheval et surtout que ce Flagellé possède quatre flagelles et par conséquent il appartieut aux Polymastigines et notamment à la famille de Tetramitidae, où il doit être placé au voisinage du genre *Tetramitus.*

Pendant ces dernières années on a établi quelques genres nouveaux des Flagellés incolores qui dans certains cas présentent des caractères très particuliers. Ainsi nous avons les genres: *Sphaeromonas* Liebetanz, *Piromonas* Liebetanz, *Callimastix* Braune, *Helkesimastix* Woodkock et Lapage, *Enteromonas* Fonseca, *Copromastix* Aragao (pour moi ce dernier genre est sans aucun doute synonyme de *Tetramitus*).

Notre *Apusomonas* ne peut être rapporté à aucun de ces genres.

Si *Apusomonas* a réellement une bandelette buccale, on serait amené à envisager les rapports de parenté de ce Flagellé avec les représentants de la famille Monadidae; et ceci me paraît d'autant

plus plausible que chez les *Monas* on observe souvent ce déplacement par une sorte de glissement pendant lequel le flagelle, ou plus exactement sa partie distale seule, exécute des battements d'une très faible amplitude.

Jusqu'ici nous ne savons rien sur le mode de la formation des kystes et sur la division du noyau; ainsi nous ne pouvons pas indiquer avec précision la position de ce Flagellé dans la systématique. En attendant nous pouvons seulement dire que, selon toute évidence, il appartient au groupe hétérogène et vaste des Protomonadines, où probablement, il doit être apparenté aux *Monas*.

NB. Après tout, il est possible que *Apusomonas proboscidea* doit tomber en synonymie avec *Scytomonas pusilla*. Je n'ai pu consulter à ce sujet les ouvrages dans lesquels on a décrit cette dernière espèce. En tout cas notre Flagellé n'a rien à voir avec le *Scytomonas* tel qu'il a été décrit par Dangeard; en effet le *Scytomonas* de Dangeard est en réalité *Copromonas subtilis* Dobell.

Sur la physiologie et le cycle évolutif d'*Alphamonas edax* (= *Bodo edax*) (Planches 2 et 3).

Le Flagellé qui doit être désigné par ce nom est très répandu dans diverses macérations d'excréments. Je l'ai observé dans le crottin de cheval, dans les excréments des Tortues. On le trouve le plus souvent en compagnie de *Copromonas subtilis*, des *Bodo*, des *Monas* et de *Polytoma uvella*; par conséquent c'est un Flagellé polysaprobe. Dans une macération il peut se maintenir pendant plusieurs semaines, tantôt représenté par de nombreux individus, tantôt devenant très rare. Environ deux semaines après l'installation de la macération apparaissent les kystes si particuliers d'*Alphamonas*, de même que les formes en copulation.

Ce qui frappe lorsqu'on examine dans une préparation quelques exemplaires de ce Flagellé, c'est la variabilité de ses dimensions. Il y a d'une part de gros individus piriformes (à grosse extrémité postérieure) et d'autre part des individus minces, élancés. On pourrait penser à la différenciation des sexes, — les gros individus seraient les gamètes femelles, les petits individus — les gamètes mâles. En réalité il n'en est rien: cette différence de taille s'explique par le fait qu'il y a là les individus repus et d'autres qui sont affamés; ceci deviendra tout-à-fait clair quand nous nous occuperons plus loin de la physiologie d'*Alphamonas*.

Dans les gros individus piriformes près de l'extrémité antérieure se trouve une vésicule pulsatile (Pl. 2, Fig. 4, 8, 10). La moitié ou les deux tiers postérieurs du corps apparaissent comme homogènes et réfringents, bien délimités par un périplaste assez ferme. Les contours du corps sont nets et à peu près constants. Comme nous le verrons plus loin la région rétronucléaire de ces individus est destinée tout spécialement au processus de digestion. Le noyau ne se voit sur le vivant que dans certains cas favorables. Les deux flagelles, dont l'un est dirigé en avant et l'autre en arrière sont très minces et décrivent pendant le déplacement du Flagellé des courbes assez compliquées, — ces deux conditions ne sont pas favorables pour bien distinguer les flagelles *in vivo.*

Les individus minces (Pl. 3, Fig. 1) présentent quelquefois une vacuole non contractile dans le tiers postérieur du corps, — c'est le reste de la grosse vacuole digestive des individus piriformes. Ces individus minces sont beaucoup plus flexibles et souples que les gros individus; en effet tout leur corps et surtout la partie antérieure (souvent étirée en une sorte de col) présente une certaine métabolie; grâce à cette plasticité le Flagellé prend souvent en nageant la forme d'un S italique (Pl. 2, Fig. 12 et 13) et se visse en quelque sorte dans le liquide ambiant à la manière d'un Spirille; parfois il s'enroule même autour de son axe longitudinal (Pl. 3, Fig. 2). Le plasma des individus minces est tantôt homogène, tantôt présente des granulations fines (Pl. 3, Fig. 1 et 2).

Nutrition.

Le mode d'ingestion des proies chez notre Flagellé est très curieux. Il aborde les proies souvent aussi volumineuses, et même plus volumineuses que lui-même, au moyen de son rostre (celui-ci se trouve en avant de l'endroit d'insertion des flagelles). A partir de ce moment, le corps du Flagellé devient immobile ou ne présente qu'une trépidation légère et rapide sur place (dans ce dernier cas ses deux flagelles sont animés d'un battement léger et continu). Au bout d'un temps très court (1 à 3 minutes) le contenu plasmatique de la proie attaquée, primitivement granuleux, devient absolument homogène et pâle. On est amené à supposer que l'*Alphamonas* a injecté à la proie une substance qui liquéfie son contenu. La proie ainsi liquéfiée est alors aspirée par le Flagellé. En espace de quelques 3—4 minutes, de la proie plus ou moins volumineuse, il ne reste plus rien, elle a passé en totalité dans le corps

d'*Alphamonas* où on la retrouve dans la partie postériere du corps placée dans une grosse vacuole digestive. Le Flagellé grossit à vue d'oeil, c'est surtout en épaisseur qu'il gagne; cependant il s'allonge aussi mais légèrement (comp. les Fig. 6 et 8 de la Pl. 2). Quelquefois pendant qu'un *Alphamonas* a attaqué une proie et qu'il est déjà parvenu à l'„homogéniser“ (c'est à dire la liquéfier), un autre *Alphamonas* arrive à la même proie et tâche d'en profiter à son tour (Pl. 2, Fig. 6—8). Assez souvent ce nouveau venu se dirige vers la proie attaquée si directement, „sans hésiter“ pourrait-on dire, qu'on est conduit à admettre ceci: par la déchirure occasionnée par le rostre du premier prédateur il peut s'échapper un peu de substance liquéfiée qui en diffusant dans le milieu ambiant exerce un chimiotactisme positif sur les *Alphamonas* qui se trouvent au voisinage. Le plus souvent la proie est ingérée avec sa membrane d'enveloppe; plus rarement celle-ci n'est pas englobée et reste comme un sac ridé vide de son contenu.

La coloration vitale donne des résultats suivants. Le rouge neutre colore en rouge foncé brillant les grains réfringents qu'on voit souvent même sans coloration vitale tout autour du noyau (on en trouve parfois également à la périphérie de la vacuole digestive, Fig. 11 de la Pl. 2); ce sont là les grains métachromatiques, comme je l'ai établi dans ma note précédente où j'ai fait une étude cytologique d'„*Alphamonas coprocola*“. Dans cette coloration vitale la vacuole digestive se colore en rose pâle, ce qui indique une réaction acide (Pl. 2, Fig. 11). Parfois le caryosome du noyau se colore vitalement lui aussi et l'individu continue à se déplacer comme si de rien n'était (Pl. 2, Fig. 13), mais cela n'arrive que si la proportion du colorant est assez forte et en somme la coloration du caryosome est un phénomène morbide — „antéléthal“ pour ainsi dire. Mon attention était surtout attirée par les grains métachromatiques; d'après leur situation on est tenté de les considérer comme les grains de ferment qui jouent un rôle dans la liquéfaction et la digestion des proies. Cependant chez les *Alphamonas* ayant attaqué une proie et présentant ces grains colorés en rouge, je n'ai pas réussi à distinguer la dissolution de ces grains. Ainsi j'incline à penser que ceux-ci ne représentent que le proferment (zymogène), tandis que les enzymes définitives qui diffusent d'une part dans la proie attaquée et de l'autre dans la vacuole digestive ne doivent pas se colorer par le Neutralroth ce qui rend impossible de prendre ce processus sur le vif.

Le mode de nutrition de notre *Alphamonas* me semble intéressant au point de vue de biologie générale. En effet les deux phases de

l'alimentation — l'ingestion et la digestion proprement dite ne présentent pas ici dans le temps la succession que nous observons partout ailleurs.

Déjà avant l'ingestion il y a liquéfaction de la proie, c'est à dire une partie du processus digestif proprement dit. Et il convient de noter que-au moment où l'*Alphamonas* injecte à sa proie la substance liquéfiante, — c'est une digestion extracellulaire; celle-ci se continue, dès que la proie est englobée, par la digestion intracellulaire. Digestion extracellulaire chez un Flagellé — c'est un cas assez singulier pour que j'y insiste.

Multiplication.

Comme je l'ai montré dans la note que j'ai eu l'occasion de citer, l'*Alphamonas* ne se multiplie que sous kyste; on n'observe jamais des formes flagellées en division. Ces kystes ont une forme très particulière (Pl. 3, fig. 6—14); vus de face ce sont des formations arrondies avec un ou deux bourrelets périphériques semi-lunaires (Pl. 3, Fig. 8, 12, 14): vus de profil c'est une espèce de lentille concavo-convexe (Pl. 3, Fig. 9 et 10) souvent renflée dans sa partie périphérique (Fig. 13 de la Pl. 3). Ce double aspect s'explique par le fait que la membrane kystique est constituée par la partie plasmatique assez réfringente située vers la périphérie du kyste et par une partie hyaline (reste de la vacuole digestive de l'individu mère). Ceci est démontré par l'étude des préparations fixées et colorées où l'on note les données cytologiques suivantes (pour les figures v. ma note précédente dans les „Arch. Zool. exp. et gén.“): dans le kyste uninucléé il y a une partie plasmatique proprement dite qui renferme le noyau et les mucosomes et une autre partie représentée par la vacuole digestive; après deux divisions nucléaires successives on a les kystes à 4 noyaux; ceux-ci sont situés dans la couche plasmatique périphérique et lorsque les limites respectives du plasma de 4 individus fils sont marquées, on observe justement ces aspects de bourrelets périphériques semilunaires dont j'ai parlé plus haut.

Chez l'*Alphamonas* trouvé dans une mare j'ai observé des kystes sphériques de 8 μ de diamètre avec une paroi très nette (Pl. 3, Fig. 15, 18—20); le contenu du kyste forme finalement quatre individus-fils qui présentent un mouvement circulaire assez vif; ce phénomène précède la rupture de la membrane kystique et la mise en liberté des individues-fils (Fig. 20 de la Pl. 3).

Copulation.

Le processus sexué s'observe chez ce Flagellé pendant l'époque de la formation des kystes et il est assez difficile de décider si cette copulation précède la formation des kystes ou bien a lieu entre les individus qui viennent de sortir du kyste. Etant donné que les dimensions des individus en copulation sont moyennes, il est plus plausible que la copulation se fait entre les individus adultes et que par conséquent elle précède la formation du kyste. Cette succession des phases du cycle évolutif est d'ailleurs celle qu'on observe le plus communément chez les Flagellés aux affinités animales, si l'on peut dire ainsi, tandis que chez les *Polytoma* et autres Chlamydomonadines les gamètes sont les individus jeunes résultant de la multiplication sous kyste.

Il est à rémarquer que les *Alphamonas* en copulation se trouvent très rarement, même à l'époque où il y a beaucoup de kystes.

Deux individus de taille égale s'accolent par leurs extrémités antérieures, là où se trouve le rostre (Pl. 3, Fig. 5). Leur fusion s'opère lentement (comp. les Fig. 15 et 16 de la Pl. 2); je n'ai pu suivre ce processus jusqu'au bout. Les phénomènes cytologiques qui ont lieu dans les gamètes en voie de fusion n'ont pas été étudiés.

La position d'*Alphamonas* dans la systématique est assez incertaine. C'est une Protomonadine, mais ni les caractères cytologiques, ni le cycle évolutif ne permettent de placer cette forme près des *Bodo*, où on a la même disposition des flagelles.

Alphamonas edax est un Flagellé coprozoïte par excellence. Si on le trouve dans certaines mares, c'est que celles-ci ont été contaminées par les excréments. A ce point de vue *Alphamonas* peut fournir des indications très sûres.

Hyperamoeba flagellata *mihi* (Textfig. B).

L'amibe que j'ai désignée sous ce nom a été trouvée dans une macératiou de crottin en Finlande. Elle a été observée un mois après la formation du voile et était représentée par d'assez nombreux individus. Pendant deux mois on en trouvait à peu près le même nombre (la macération a été de temps en temps étendue avec de l'eau dans le but de remplacer l'eau évaporée).

Dans le voile superficiel de la même macération ont été observés: *Monas* sp. — souvent parasité par un *Chlamydozoon* (pro-

bablement *C. Bütschlii* mihi); *Pseudospirillum coprocola* mihi s'y était développé vers la fin de mes observations.

L'intérêt que présente cette amibe consiste en ceci: après un séjour de 10 à 15 minutes entre lame et lamelle certains individus passent à l'état flagellé avec un seul flagelle extrêmement long et puissant; or, dans le voile de la macération je n'ai jamais trouvé de ces formes.

Le nom générique de notre amibe fait allusion à son polymorphisme très prononcé. En effet voici par quelles formes elle passe étant placée entre lame et lamelle. — Pendant les 3—4 premières

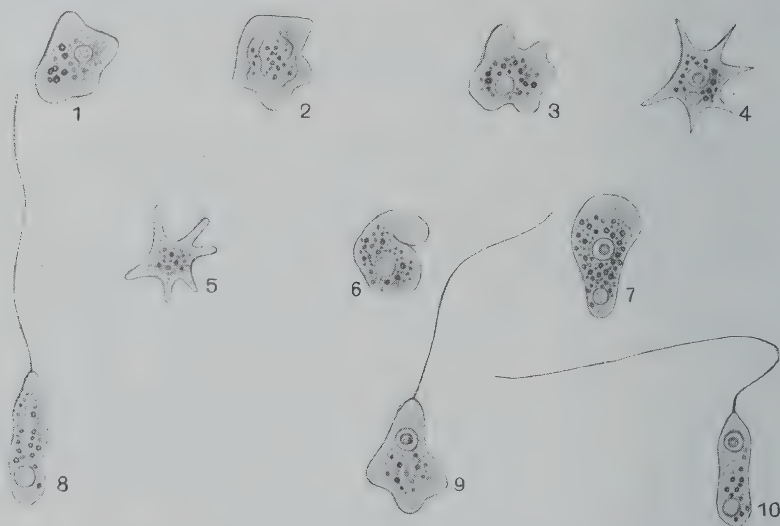


Fig. B de texte. *Hyperamoeba flagellata* (*in vivo*).
Fig. 2 aspect d'*Amoeba verrucosa*; Fig. 4 habitus d'*Amoeba radiosa*; Fig. 5 habitus d'*Amoeba polypodia*; Fig. 7 habitus d'*Amoeba limax* (vésicule pulsatile placée près de l'extrémité postérieure); fig. 8—10 flagellispores à un seul flagelle très puissant (à noter la vésicule pulsatile vers le bas des Fig. 8 et 10).

minutes *H. flagellata* a l'aspect d'une petite masse arrondie avec quelques saillies peu développées plus ou moins anguleuses (Textfig. B, Fig. 1); le plasma dense est assez réfringent et pour cette raison on ne distingue pas le noyau *in vivo*; il y a une vésicule pulsatile; le périplaste relativement bien développé forme souvent à la surface du corps des plis semblables à ceux qui s'observent chez l'*Amoeba verrucosa* (Fig. B, 2). Ensuite les pseudopodes s'allongent et comme leurs extrémités sont aiguës, notre amibe a l'aspect d'*A. radiosa* (Fig. B, 4). Plus rarement les pseudopodes se présentent comme des expansions presque cylindriques avec le bout arrondi et alors *Hyper-*

amoeba rappelle l'*A polypodia* (Fig. B, 5). Parfois les pseudopodes digitiformes sont fortement aplatis et deviennent ainsi des lobes souvent recourbés (Fig. B, 6). Après 10—12 minutes de séjour à la chambre humide, le corps d'*Hyperamoeba* s'allonge dans une direction. les pseudopodes rentrent dans la masse plasmatique commune et alors nous avons une forme allongée élargie à l'extrémité antérieure et rétrécie à l'extrémité postérieure, c'est-à-dire nous avons là *habitus* typique d'*Amoeba limax* (Fig. B, 7); la vésicule pulsatile est placée près de l'extrémité postérieure, le noyau vers le milieu du corps; il ne se forme qu'un seul pseudopode très large (lobopode). Ainsi notre *Hyperamoeba* revêt successivement les aspects suivants: *Amoeba verrucosa, A. radiosa, A. polypodia, A. limax.*

La forme *A. limax* peut soit passer de nouveau à la forme *A. polypodia,* soit se transformer en flagellispore.

A la température de 16° C le flagelle apparaît après 12—14 minutes de séjour entre lame et lamelle. La transformation de la forme amiboïde en flagellispore ne dure que 1—2 minutes et pendant ce laps de temps tous les individus qui dans une préparation donnée deviendront les formes flagellées acquièrent le flagelle, et ensuite il ne se formera plus de flagellispores.

Les flagellispores ont un corps allongé irrégulièrement cylindrique dont l'extrémité postérieure est arrondie, tandis que le pôle antérieur sur lequel s'insère le flagelle est rétréci. Rarement les contours du corps sont réguliers, le plus souvent on observe l'alternance des régions élargies avec les rétrécissements (Fig. B, 8), ce qui est une manifestation de la métabolie; parfois on note même de vrais changements amiboïdes de forme qui se localisent principalement à la partie postérieure du corps (Fig. B, 9). Assez souvent le corps est incurvé en S italique et alors cette incurvation n'est pas située dans un plan, mais suit un trajet en pas de vis — comme chez les spirilles, ainsi la flagellispore pendant son déplacement a l'air de se visser dans l'eau.

Je n'ai jamais observé la rétraction et la disparition du flagelle. Dans les préparations lutées à la paraffine après 10—12 heures (et plus tard) j'ai pu constater que les individus flagellés gardaient leur forme allongée et continuaient de se déplacer.

Passons maintenant à l'étude de la physiologie d'*H. flagellata* pendant son stade amiboïde.

En somme pendant ce stade notre Amibe est peu mobile. Les pseudopodes qui se forment lentement et de nouveau se rétractent,

changent tout le temps la forme extérieure du corps, sans déterminer le déplacement (excepté pendant le stade *A. limax*).

La forme rappelant *Amoeba verrucosa* peut être considérée comme résultat de l'excitation provoquée par le transport de la parcelle du voile dans la chambre humide. Si les transformations ultérieures doivent être considérées comme des formes de transition conduisant au stade flagellé, il est difficile de décider, quel aspect de notre *Hyperamoeba* est caractéristique pour son état végétatif. En se basant sur le fait que dans la chambre humide les individus qui sont restés aflagellés gardent le type *A. verrucosa*, c'est cet habitus qui doit être considéré comme „normal“. De plus on observe très souvent le type *A. radiosa*, — donc il a lieu pendant longtemps. Par contre habitus *A. limax* qui précède immédiatement la formation du flagelle et est pour ainsi dire le précurseur du stade flagellé, ne s'observe que chez les individus qui vont devenir flagellispores; par conséquent la forme *A. limax* correspond bien à un stade du cycle évolutif de *Hyperamoeba*.

Les modifications successives de forme de *Hyperamoeba flagellata* rappellent les figures classiques de Verworn qui représentent comment une même Amibe, sous l'influence d'excitations chimiques et autres prend successivement les aspects caractéristiques pour certaines espèces d'Amibes. Habitus de notre Hyperamibe se modifie également sous l'action des agents qui seront envisagés plus loin lorsque nous nous occuperons du déterminisme de l'apparition des flagellispores.

H. flagellata se nourrit en ingérant les bactéries, tout particulièrement les *cocci*. Notre amibe n'est pas vorace (en quoi elle diffère beaucoup des *Mastigamoeba* et des *Mastigina*), le nombre des *cocci* englobés n'est jamais élevé (3—6, v. à ce sujet la Fig. B, 1). Le Neutralrot colore ces *cocci* très rapidement et avec intensité et l'on constate alors qu'ils ne sont pas généralement placés dans les vacuoles, mais plongés directement dans le plasma; ainsi on observe l'image suivante: le plasma tout à fait incolore avec des contours très nets, et sur ce fond incolore on note 2—3 (ou tout au plus 6—8) granules brillants d'un rouge foncé (parfois violacé). Ainsi la digestion a lieu ici dans un milieu acide, je n'ai jamais constaté la réaction alcaline pendant une phase quelconque de la digestion.

Dans le passage des formes amiboïdes au stade flagellé on est frappé par la régularité avec laquelle cette transformation a lieu: un certain nombre d'amibes (pas toutes) après un laps de temps déterminé, durant 2 minutes seulement (ainsi pendant les

10—11me minutes, ou bien 11—12me, ou bien 13—14me ou enfin 14—15me min. du séjour entre lame et lamelle) passent à l'état flagellé et cette transformation s'effectue simultanément pour tous ces individus amiboïdes (le processus ne dure comme je viens de le dire que 2 minutes au plus). Je ne saurais trop insister sur le fait que jamais on ne rencontre les formes flagellées dans les conditions normales, c'est à dire dans le voile superficiel: on ne trouve les flagellispores que dans la chambre humide.

Nous allons maintenant analyser les conditions spéciales de la chambre humide pour essayer d'élucider le déterminisme de l'apparition des flagellispores.

Par quoi diffèrent les conditions du milieu réalisées dans la chambre humide des conditions ayant lieu dans le voile bactérien? Tout d'abord, l'oxygène dans la chambre humide disparaît bientôt presque entièrement, car il ne peut passer qu'en quantité tout-à-fait négligeable par les petits interstices entre lame et lamelle. De plus la concentration du milieu liquide change, et ici il ne faut pas oublier la présence du mucus dans le voile bactérien; en effet, d'un côté dans la chambre humide a lieu une certaine évaporation du liquide et par conséquent l'augmentation de sa concentration; cependant d'un autre côté, quand on écrase avec la lamelle le mucus des zooglées bactériennes (ce mucus en somme constitue le substratum principal du voile), celui-ci se mélange intimement au liquide ambiant, à la suite de quoi la pression osmotique doit diminuer, car le mucus quoiqu'il ne renferme point de substances capables d'augmenter la pression osmotique, en tout cas peut-il entraver l'action hypotonique de l'eau pure [1]).

Pour répondre à la question si la déssiccation partielle et la concentration plus élevée du liquide qui en résulte joue un rôle important dans la formation du stade flagellé, j'ai eu recours à l'expérience suivante: j'ai placé une parcelle de voile sur une lame sans lamelle. Dans ces conditidns je n'ai observé la formation des flagellispores ni dans un quart d'heure, ni dans une demi-heure; cependant la condensation du liquide a été portée à un haut degré — par conséquent cette concentration ne joue pas un rôle décisif dans le processus de l'apparition du stade flagellé.

L'expérience ayant pour but d'élucider la question de la signification du manque d'oxygène présente la même simplicité. On

[1]) En effet, pour beaucoup de Protozoaires l'eau pure (distillée) est hypotonique.

laisse tomber sur le voile une lamelle de façon qu'elle flotte (sans qu'il y ait formation des bulles d'air au dessous). Après les intervalles de temps différents (10, 15, 30 min.; 1, 12, 24, 48 heures) on reprend la lamelle avec précaution et on examine au microscope. — On ne trouve pas de flagellispores. Il convient d'ajouter cependant que cette expérience n'est pas si démonstrative que la précédente et voici pourquoi. Quand la lamelle flotte, l'accès d'oxygène de l'atmosphère est rendu impossible, mais dans l'eau il y a une certaine quantité d'oxygène à l'état dissous, ainsi il est probable que nous avons là plus d'oxygène que dans la chambre humide au bout de 10—15 minutes.

Le changement des conditions osmotiques déterminé par l'écrasement du voile et par le mélange du mucus avec la partie liquide de l'infusion joue-t-il un rôle important dans le phénomène qui nous occupe? Prenons une parcelle de voile, dilacérons la dans l'eau et écrasons avec soin; nous la laisserons dans cet état pendant 10, 20, 30, 60 min.; pendant tout ce temps, après l'intervalle de quelques minutes, nous y ajouterons un peu de liquide pour remplacer l'eau évaporée. De cette façon nous éviterons l'augmentation de la concentration du liquide et ne laisserons dans cette expérience qu'un seul facteur — la modification de la pression osmotique, tant que cette modification est déterminée par la pénétration de l'eau dans la substance mucilagineuse de la zooglée. — Dans ces conditions le stade flagellé ne se forme point.

Il résulte de tout ceci que le déterminisme de la formation du flagelle est complexe et échappe à une analyse précise, du moins si l'on se contente des expériences très simples que je viens d'exposer. Cependant, je crois que si un seul facteur selon toute probabilité est insuffisant pour provoquer l'apparition du stade flagellé, dans ce processus deux facteurs suivants jouent un rôle dominant: l'appauvrissement du milieu en oxygène et la diminution de la pression osmotique.

Dans leur travail sur les Amibes du groupe *limax* WASIELEVSKY et HIRSCHFELD (1910) rapportent les expériences très instructives de HIRSCHFELD sur l'action des sels sur la formation du stade flagellé. Cet auteur a montré que la nature du sel n'a aucune importance, il n' y a que la concentration qui importe. Si l'on prend la solution normale, ou bien $\frac{N}{2}$, ou bien $\frac{N}{4}$, les amibes restent immobiles et présentent une forme arrondie avec un plasma

très granuleux. Avec la solution $\frac{N}{8}$ on observe l'aspect caractéristique pour l'espèce donnée et la mobilité normale. Le stade flagellé s'observe dans les solutions $\frac{N}{16}$; on constate notamment après 2 h 30 min. les premières flagellispores dont le nombre ensuite augmente graduellement; 24 heures après on en observe en quantité. Ces expériences ont démontré le rôle décisif du facteur osmotique. Il serait intéressant de faire les expériences analogues avec *Hyperamoeba flagellata*; chez celle-ci la formation de flagellispores diffère de celle des amibes *limax* par le fait que dans certaines conditions elle commence très tôt et s'effectue pendant un espace de temps très limité (1—2 minutes) — simultanément pour tous les individus.

Malgré ces différences, en somme la signification biologique du stade flagellé chez *H. flagellata* est la même que chez les amibes *limax*. En effet, comme je l'ai déjà remarqué (1913) en décrivant le stade flagellé de *Vahlkampfia Grüberi* (*s. punctata*) Schardinger, les flagellispores ne sont pas les gamètes, mais des formes de dissémination rapide de l'espèce qui prennent naissance quand apparaissent les conditions défavorables, surtout si un manque d'oxygène s'y ajoute (début d'asphyxie); alors le flagelle apparaît et la flagellispore cherche un nouveau milieu en se déplaçant beaucoup plus vite qu'à l'état amiboïde.

Les flagellispores des amibes du groupe *limax* ont deux flagelles, tandis que *H. flagellata* n'en a qu'un seul; ce n'est pas là une différence essentielle; cependant je ne crois pas qu'on puisse rapporter *Hyperamoeba* au groupe des Amibes *limax*. La position d'*Hyperamoeba* n'est pas encore élucidée.

Pendant quelque temps dans la macération avec *H. flagellata* on trouvait une petite amibe avec deux noyaux situés l'un près de l'autre. Il s'agissait probablement là d'une amibe voisine des formes telles que *Amoeba mira*, *A. diploidea* etc. Je n'ai jamais observé des flagellispores pourvues de deux noyaux. En me basant sur ce fait, de même que sur la disparition rapide de ces amibes binucléées dans la macération, j'incline à admettre qu'il s'agit là d'une espèce autonome qui ne fait pas partie du cycle évolutif d'*H. flagellata*.

L'étude du mode de division nucléaire chez *Hyperamoeba* donnera sans aucun doute des indications précieuses pour établir sa position daus la systématique. En tout cas elle ne peut pas être rapportée aux Rhizomastigines: chez celles-ci le flagelle est gardé généralement même pendant le déplacement à l'aide de pseudopodes,

tandis que chez notre *Hyperamoeba* les formes flagellées ne représentent qu'un stade transitoire très court, ou en d'autres termes ce sont là des flagellispores typiques.

La diagnose du nouveau genre *Hyperamoeba* peut être formulée de la façon suivante. — Genre *Hyperamoeba* nov. gen. Pendant le stade amiboïde c'est une petite amibe dont l'aspect rappelle celui d'*Amoeba verrucosa*; un noyau du type protocaryon (avec un gros caryosome central); une vacuole pulsatile; ces formes amiboïdes se déplacent lentement ou même ne font que changer de forme; la nutrition a lieu par l'ingestion des bactéries (*cocci*); dans certaines conditions (entre lame et lamelle) on observe les changements successifs suivants: habitus d'*Amoeba radiosa*, ensuite celui d'*A. polypodia* et enfin celui d'*A. limax*; cette dernière forme acquiert un flagelle très long et très épais; dans ces flagellispores la vésicule pulsatile est placée près de l'extrémité postérieure du corps. La transformation des individus amiboïdes en flagellispores ne dure que 1—2 minutes et a lieu simultanément pour tous les individus.

Espèce type: *H. flagellata* n. sp. Caractères du genre.

(Tachkent, Faculté de Médecine, Laboratoire de Protistologie.)

Explication des planches.

Planche 1.

Fig. 1—25. *Pseudospirillum coprocola* mihi 1917. × 2250. (Purin a.)

Fig. 1—14. Individus pendant la phase végétative.

Fig. 10. On voit dans le plasma d'assez nombreux mucosomes (= grains métachromatiques).

Fig. 11. Le caryosome est situé à la périphérie, la chromatine dite périphérique est très abondante (elle mérite ici plutôt le nom de chromatine résiduelle).

Fig. 15—16. Division binaire.

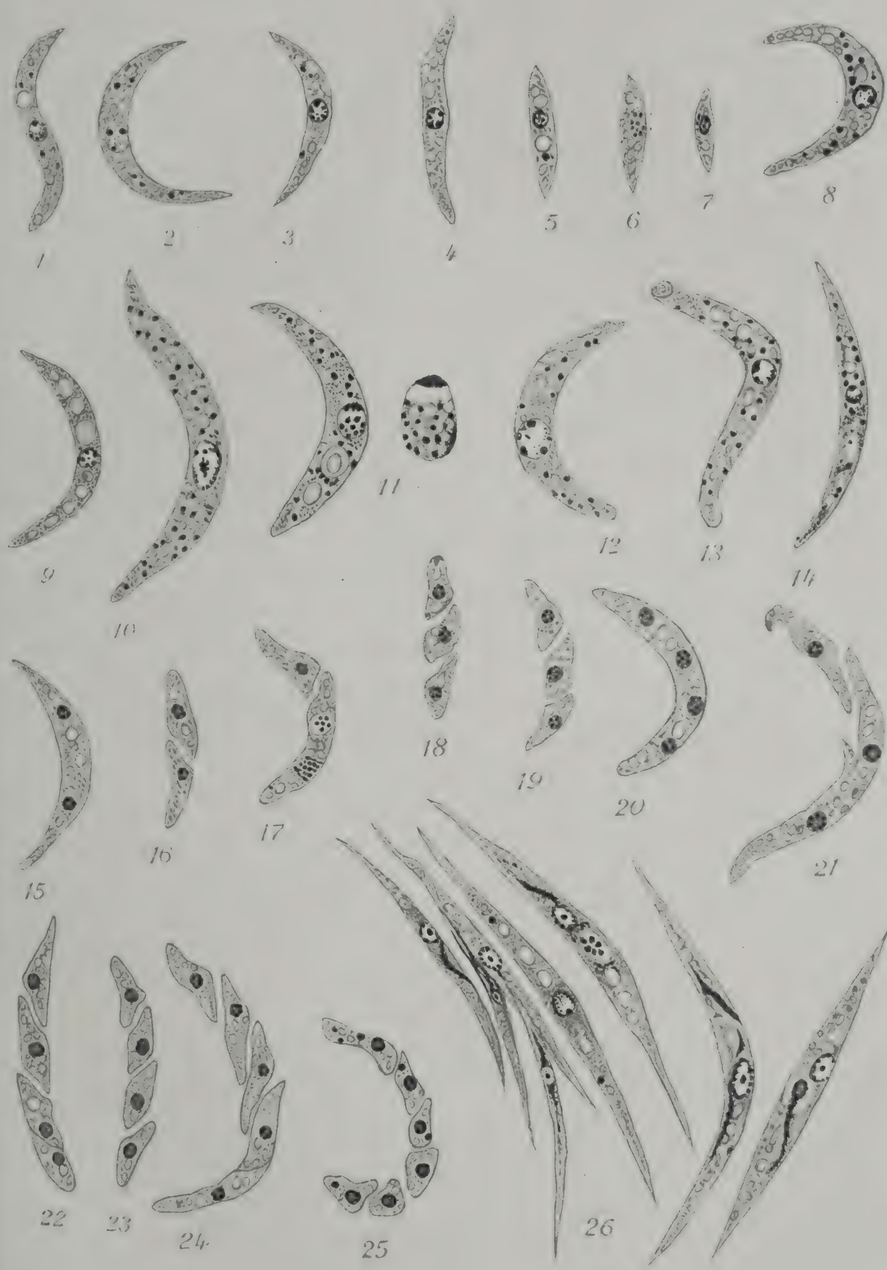
Fig. 17—19. Division ternaire; Fig. 17 manque de synchronisme dans le processus de la division.

Fig. 20—23. Division quaternaire; Fig. 21 — manque de synchronisme.

Fig. 24. Division en 5 individus-fils.

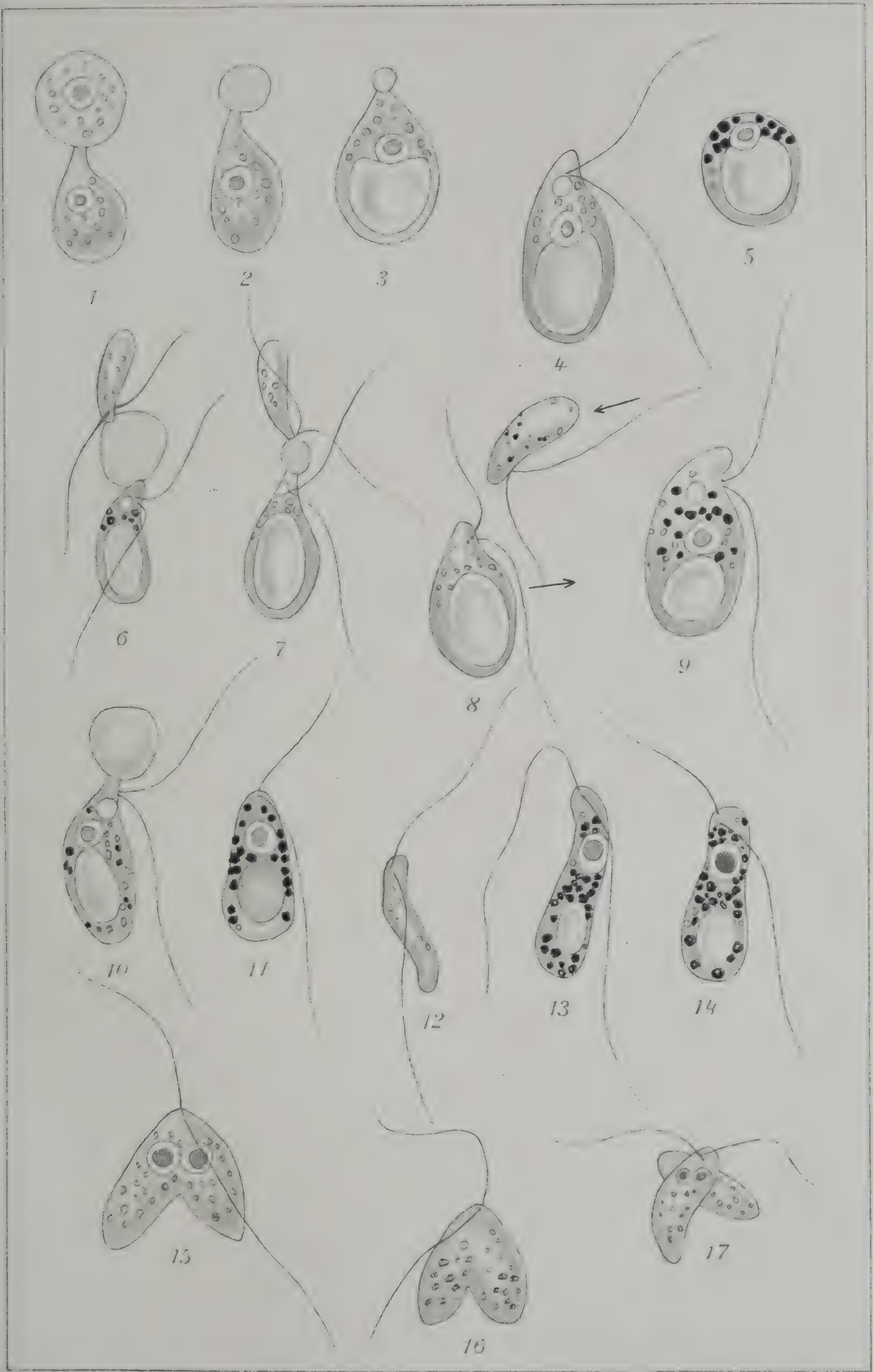
Fig. 25. Division en six. Dans certains individus on voit des mucosomes (= grains métachromatiques).

Fig. 26. Ascospores (?) d'un Ascomycète. × 1500 (intestin des têtards de *Rana temporaria*). Le noyau de la cinquième cellule à partir de gauche a une structure caractéristique pour les Ascomycètes: un caryosome enchâssé à la périphérie du noyau comme une sorte de lentille biconvexe.



A. Alexeieff del.

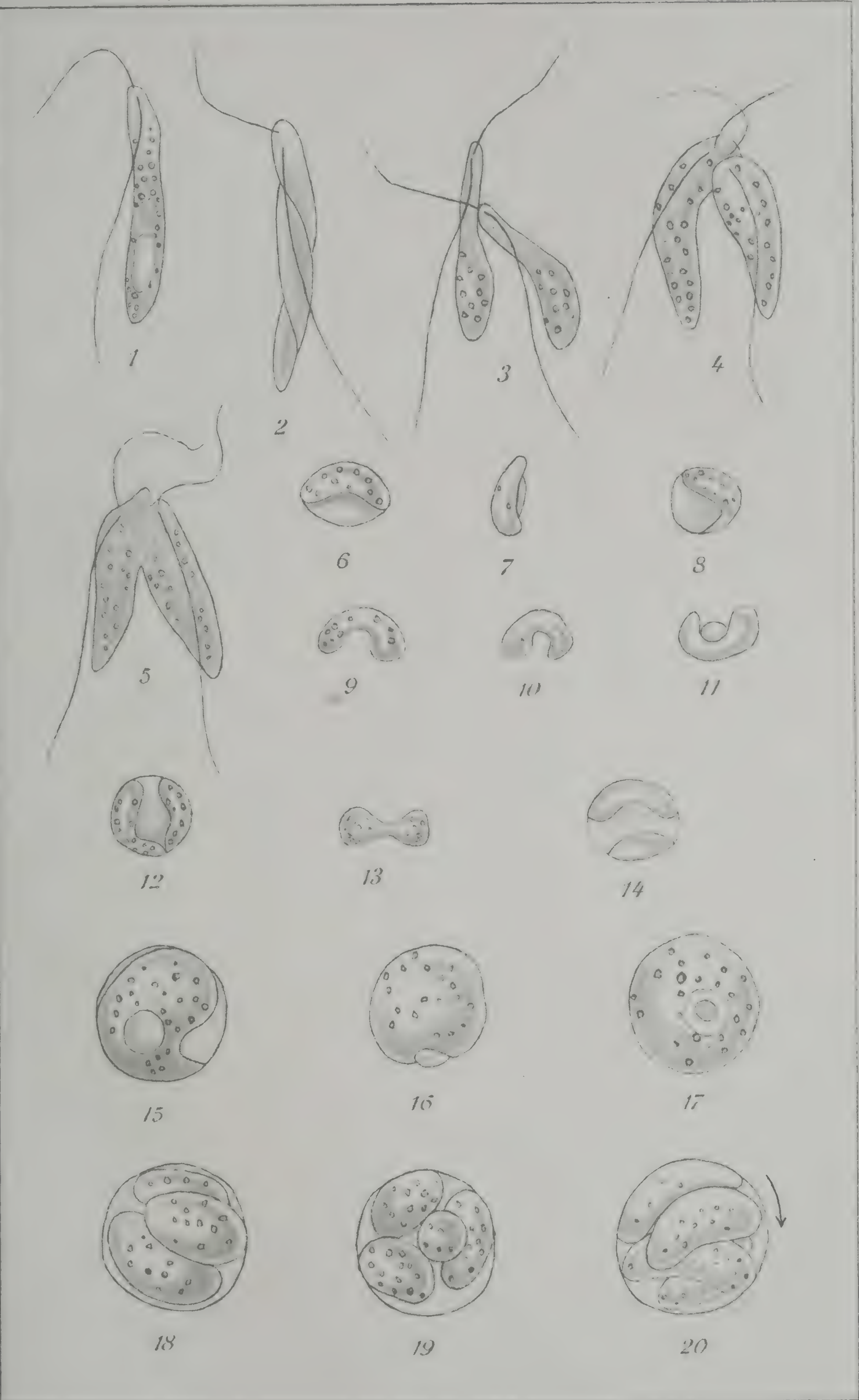
Verlag von Gustav Fischer in Jena



A. Alexeieff del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.



A. Alexeieff del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena

Planche 2.

Alphamonas edax (Klebs) [Macération de crottin, installation 22 février].

Fig. 1—4. Diverses phases de nutrition. Les dessins ont été exécutés toutes les 2 minutes. L'*Alphamonas* grossit à vue d'oeil; une vacuole digestive énorme se forme dans sa partie postérieure gonflée. A noter que le contenu de la proie, granuleux au début, (v. la Fig. 1), devient bientôt homogène (se liquéfie, Fig. 2).

Fig. 5. Coloration avec le rouge neutre. Les mucosomes sont colorés en rouge foncé (3 mars).

Fig. 6—8. Deux individus d'*Alphamonas* ont attaqué la même proie. Fig. 6. Début de l'attaque. Fig. 7. 3 minutes plus tard. Fig. 8. Une minute après (3 mars).

Fig. 9. Mucosomes colorés en rouge par le Neutralrot.

Fig. 10. Attaque par le rostre; à noter la position des flagelles pendant que l'*Alphamonas* absorbe sa proie.

F)g. 11. Mucosomes colorés en rouge saturé et la vacuole digestive en rose pâle d'une façon diffuse et uniforme (Neutralrot).

Fig. 12. Individu mince affamé.

Fig. 13. Coloration vitale au rouge neutre: les mucosomes colorés en rouge, le caryosome du noyau — en rose, le Flagellé continue à se deplacer.

Fig. 14. Individu cylindroïde. Mucosomes bien distincts (sans coloration).

Fig. 15, 16. Deux stades de copulation. Fig. 15. 4^h 20 Min. Fig. 16. 4^h 55 min. A noter qu'il ne reste en tout que 2 flagelles (comparer avec ce qui a lieu dans la copulation chez *Copromonas subtilis*) [3 mars].

Fig. 17. Copulation. Les individus en copulation disposés en croix se déplacent activement (ce sont des individus de taille moyenne) [7 mars].

Planche 3.

Alphamonas sp. (Mare d'eau douce à Théodosie, 18 décembre 1913).

Fig. 1. Individu à vacuole digestive très nette.

Fig. 2. Individu enroulé en spirale.

Fig. 3. Deux individus qui tournent l'un sur l'autre en se touchant par leur col homogène et flexible (prélude de la copulation) [midi 30 min.].

Fig. 4 et 5. Deux stades de la copulation. Fig. 4. 5^h 30 min. (après midi). Fig. 5. 5^h 42 min. (observé jusqu'à 6^h 10 min.).

Fig. 6—14. Kystes d'*Alphamonas edax* (macération de crottin, 22 février — 7 mars). Kystes vus de face (Fig. 14), de profil — avec une gouttière médiane (Fig. 9—10, 13), de trois quarts (Fig. 6).

Fig. 15—20. Kystes d'*Alphamonas* sp. (Théodosie). Fig. 15. Début de l'enkystement (forme en têtard).

Le cycle évolutif du *Gloeodinium montanum* (Klebs).

Par
Charles Killian.
Maître de conférences à l'Institut Botanique de Strasbourg.

(Avec 2 figures dans le texte et les planches 4 et 5.)

Aux *Péridiniens* se rattachent de près les *Phytodiniacées*, représentées par le genre *Cystodinium*, *Hypnodinium*, *Tetradinium*, *Stylodinium* et *Gloeodinium*. Ces Algues, décrites par Klebs en 1912, sont intéressantes par le fait qu'elles perdent successivement tous les caractères propres aux *Péridiniens* mobiles.

Parmi les cinq genres, le *Cystodinium* est relativement peu réduit. Il possède, comme tout Péridinien, un sillon transversal et forme en outre des dinospores mobiles. Vient ensuite le *Hypnodinium*: Celui-ci est muni, tant que jeune, d'un sillon transversal qu'il perd plus tard à l'état enkysté; il est dépourvu de dinospores. Ces mêmes particularités se retrouvent chez le *Stylodinium*, fixé par un pédicelle et devenu complètement sédentaire. Le dernier terme de réduction est finalement atteint par le *Gloeodinium*: Cette Algue ne tiendrait des *Péridiniens* que le pigment brun; par tous ses autres caractères, elle se rapprocherait plutôt des *Chlorophycées*. C'est aussi à titre purement provisoire que Klebs l'a rangée dans cette série.

Personne, dans la suite, n'a repris l'étude de ces espèces et en particulier du *Gloeodinium*, dont l'affinité est contestable. Dans tous les travaux qui traitent de l'ensemble du groupe des *Péridiniens*, on ne se prononce pas sur cette question. Kofoid et Swezy (1921), dans leur œuvre monumentale, avouent franchement l'impossibilité de la

résoudre, vu l'insuffisance des faits établis; d'autres, au contraire, comme p. e. Oltmanns (1921), se plaisent en de vaines affirmations. Cet auteur, se fiant à l'autorité de Klebs, déclare que le *Gloeodinium* est pour les *Péridiniens* exactement ce qu'est le *Protococcus* pour les *Chlorophycées*.

La question demeurant en suspens, malgré cette séduisante hypothèse, une reprise de l'étude s'imposait donc. Ayant découvert, il y a trois ans, des stations extrêmement riches eu *Gloeodinium*, j'ai essayé de combler cette lacune. A force de chercher, j'ai, dans la suite, retrouvé l'Algue dans beaucoup de tourbières à Sphaignes des Vosges septentrionales, basses et moyennes.

Tout d'abord, j'ai tenté de la cultiver à l'état pur. Mais tous mes essais, quoique très nombreux, ne m'ont pas donné le succès voulu. On réussit bien à isoler des individus, soit en milieu solide, soit en milieu liquide, tel que l'agar de tourbe, l'eau tourbeuse filtrée à la bougie, le liquide de Detmer; mais jamais on n'obtient le moindre développement: En milieu artificiel, le *Gloeodinium* reste indéfiniment à l'état de kyste.[1])

Par la force des choses, j'ai dû avoir recours aux méthodes classiques, et je me suis servi, pour mes études, d'un matériel développé dans des conditions naturelles. Afin d'en éviter le transport lointain qui lui aurait pu être nuisible, je l'ai examiné immédiatement, sur place. C'est grâce à cette précaution que j'ai réussi à trouver des stades particulièrement intéressants, inconnus jusqu'ici. Ces observations capitales ont été répétées, avec le même succès, à plusieurs endroits différents, pendant trois années consécutives; finalement j'ai coordonné les résultats ainsi acquis avec ceux que j'avais obtenus sur un matériel plus abondant, étudié au laboratoire.

Mes recherches se sont heurtées, surtout au début, à des difficultés énormes: Le *Gloeodinium* est d'un polymorphisme remarquable qui n'a d'équivalent que chez certaines *Chlorophycées*, connues par les travaux classiques de Chodat. Parmi tous ses caractères décrits par les auteurs, il n'est pas un seul qui soit constant; de fait, il est presqu'impossible de voir deux individus semblables.

Malgré tout, j'ai réussi, après une étude patiente et attentive, à identifier l'algue par certaines particularités; ces caractères, insignifiants en apparence, avaient échappé à l'attention de mes prédécesseurs, parce qu'ils n'avaient pas trouvé les kystes renfermant simultanément, dans leur coque, des stades différents.

---

[1]) Je n'ai, malgré ces insuccès décourageants, pas encore abandonné mes essais.

C'est grâce à ces découvertes que j'ai réussi à élucider, sans lacunes, le cycle évolutif du *Gloeodinium montanum.*

Pour rattacher mes résultats aux données établies, j'ai choisi comme point de départ les kystes adultes décrits et figurés par tous les auteurs. On les trouve en abondance, en toute saison, jusqu'en plein hiver, même sous la glace; ils se présentent sous forme de grosses cellules globuleuses, d'une teinte brun rouge, mesurant de 20 à 40 μ, en moyenne 25 μ. A l'intérieur des cellules on constate la présence d'une vacuole et d'un globule rouge, rarement de deux; ceux-ci manquent parfois; voici tout ce que nous révèle l'observation des kystes vivants, leur contenu étant trop opaque. Les détails ressortent davantage si on étudie les kystes sur un matériel coupé au microtome et coloré après fixation au FLEMMING. La figure A représente une pareille coupe traitée par l'hématoxyline de HEIDENHAIN. Le kyste est presqu'entièrement rempli par des masses amorphes teintées en noir par l'action du fixateur. Il s'agit de corps gras formant des substances de réserve.

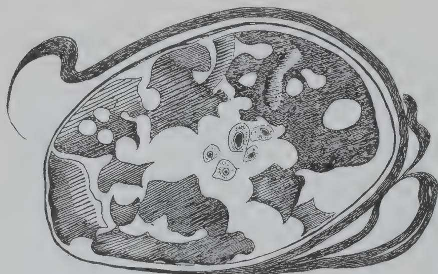


Fig. A.

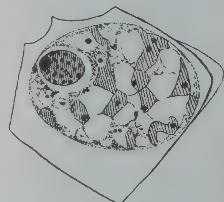


Fig. B.

Fig. A. Coupe d'un kyste âgé renfermant des matières grasses et quelques chromatophores.

Fig. B. Coupe d'un kyste jeune renfermant des chromatophores et un noyau.

Le centre de la cellule est occupé par quelques corpuscules plus clairs et de contours réguliers. On les trouve, en abondance, surtout dans les stades plus jeunes comme le représente la figure B. Disposés en réseau à mailles ces plaquettes sont, à ce moment, soudées les unes aux autres. — Pour ce qui est de leur nature, il s'agit indubitablement de chromatophores, comme le démontre la coloration élective par la fuchsine acide. Leur centre, formé par un corpuscule teinté en noir par l'hématoxyline, correspond probablement à un pyrénoïde. Mentionnons enfin que l'un des deux pôles de la cellule est occupé par un gros noyau dont les granulations chromophiles constituent une particularité absolument typique

du noyau des Péridinéens. La cellule ainsi constituée est entourée, tant que jeune, d'une membrane relativement mince; celle-ci se transforme plus tard en épaisse coque réfringeante, d'une teinte jaune ou brunâtre (fig. A).

Les kystes ne restent pas à l'état unicellulaire. Des divisions se suivent de près pendant toute la bonne saison pour se ralentir à l'approche de l'hiver. A ce moment, la plupart des *Gloeodinium* sont pluricellulaires. Ce sont de pareils stades qu'ont décrit et figuré la plupart des auteurs. La figure 1 de la planche 4 en fournit un exemple, devenu classique: Le kyste est formé de deux couples à deux cellules dont l'une s'est redivisée.

De pareilles divisions peuvent s'effectuer pendant un certain temps; il en résulte finalement un amas de cellules emboîtées dans une coque commune. L'aspect que présentent ces colonies peut être très différent suivant les cas: d'abord le nombre des cellules varie, ensuite leur grandeur, qui oscille entre 27 et 43 μ, puis leur teinte qui vire du brun rouge au jaune clair et finalement l'épaisseur de la coque. On peut donc dire que le *Gloeodinium* est d'un polymorphisme remarquable qui constitue son caractère saillant. La figure 1—3 en représente des exemples particulièrement frappants. Mais malgré ce polymorphisme leur connexion n'est plus douteuse; si l'on examine, comme je l'ai fait, des milliers d'individus, l'exposé suivant le démontrera d'ailleurs.

La structure de l'Algue se complique d'avantage par le fait que celle-ci subit des mues périodiques. Deux cas peuvent se présenter alors: Ou bien la coque commune, rompue par l'accroissement des cellules, se détache complètement; ces demières, emboîtées jusque là, se dégagent les unes des autres: la mue est complète.

Ou bien la coque, n'ayant plus de rôle à remplir, se détache partiellement; des lambeaux restent adhérents à la surface de la nouvelle membrane, formée en dessous: dans ce cas on parle de mue incomplète.

Lorsque les mues incomplètes se répétent périodiquement, les anciennes coques s'accumulent sur ce pourtour de la cellule; très souvent elles se gélifient après coup, partiellement, comme le démontre la figure 2.

L'entassement des coques est bien plus considérable dans le cas que représente la figure 3. On remarque que ces coques, régulièrement stratifiées, se composent elles-mêmes de ségments qui sont de deux sortes: Ou bien ils sont exactement superposés les uns aux autres et enveloppent le kyste partiellement (flanc gauche, enhaut et en bas);

ou bien, comme on le voit sur le flanc droit de la cellule, ils sont alignés les uns à côté des autres.

Les particularités mentionnées ci-dessus peuvent être interprêtées de la façon suivante: La rupture de la coque, due à la dilatation de la cellule, s'effectue régulièrement aux mêmes endroits. Cette dilatation est, dans le cas particulier, plus accentuée sur le flanc droit; à chaque nouvelle mue, il se constitue, à cet endroit, une pièce de jonction reliant les bords rompus. Tout le reste de la coque sera soulevé passivement et les segments s'accumuleront les uns sur les autres. Je reviendrai sur ces détails plus tard, lorsque j'en discuterai l'origine.

Après l'étude des mues incomplètes passons à celle des mues complètes. Accompagnées, dans la plupart des cas, de divisions cellulaires, elles contribuent puissamment à la multiplication de l'Algue.

J'ai suivi pas à pas cette scissiparité, particulièrement fréquente pendant la bonne saison, et je l'ai figurée par les dessins 4—7 qui en même temps donnent un exemple de plus du polymorphisme propre au *Gloeodinium.*

Dans l'équateur d'un kyste, on voit se produire une contraction annulaire qui va en s'approfondissant (Fig. 4). Le contenu cellulaire, divisé en deux moitiés égales, est finalement cloisonné par une membrane complètement indépendante de la coque extérieure (Fig. 5); une fissure vient ensuite se produire dans la cloison mitoyenne (Fig. 6); ses communications avec la coque périphérique disparaissent après gélification; les deux cellules filles arrondies se séparent complètement l'une de l'autre, tout en restant renfermées dans la coque commune (Fig. 7).

A ce moment apparaissent les premiers symptômes précurseurs d'une mue: La coque se gonfle et paraît formée de couches superposées; celles-ci, par un phénomène de réfringeance, semblent être alternativement bleues et pourpres. Cette stratification est ensuite remplacée par l'apparition d'un système de stries spiralées. Elles disparaissent à leur tour, et la coque entièrement gélifiée diffiue finalement; puis est substituée par les membranes plus minces formées en dessous.

Entre ces deux catégories de mues il existe tous les termes de transition; je l'ai signalé tout à l'heure: Les coques, au lieu de se détacher complètement aux périodes de mues, restent adhérentes pendant un certain temps. Leur déhiscence définitive s'effectue tout comme je l'ai indiqué précédemment.

La scissiparité que je viens de décrire est, selon Klebs, l'unique mode de reproduction du *Gloeodinium montanum*. S'il en était ainsi, l'Algue serait absolument comparable à une *Protococcacée*, comme le prétend Oltmanns.

Cette manière de voir ne me semble pas conforme à la réalité. L'examen minutieux de nombreux individus m'a démontré que certains d'entre eux ne peuvent être nés par simple scissiparité. De pareilles cellules se trouvent plus abondamment vers la fin de l'été: Issues de mues complètes, leur contenu cellulaire est bien plus clair, leur teint d'un brun verdâtre, jaunâtre ou jaune doré; leurs chromatophores sont ou bien répartis irrégulièrement dans toute la cavité cellulaire ou bien, d'une forme plus allongée, disposés radialement autour de l'axe longitudinal de la grande vacuole; leurs contours ressortent nettement. D'autres kystes, qu'on trouve à ce moment, se distinguent de ceux-ci par leur teinte plus sombre et par leur plus petite taille.

En résumé, toutes ces observations fournissent un témoignage de plus pour démontrer le polymorphisme du *Gloeodinium montanum*.

Ce polymorphisme, d'autre part, constitue un obstacle sérieux lorsqu'il s'agit d'établir la connexion entre les stades hétérogènes. Seule la méthode des cultures pures semble pouvoir nous guider dans ce chaos.

Celle-ci étant inappliquable dans le présent cas, j'ai dû me contenter des anciennes méthodes.

Finalement, après une série d'insuccès, j'ai réussi à élucider le problème. Ces résultats sont basés sur les observations suivantes: 1. Il existe tous les termes de transition entre les stades les plus différents. 2. Ces mêmes stades se trouvent parfois réunis dans une même coque, preuve incontestable de leur origine commune. 3. Les kystes, des plus jeunes aux plus anciens, ont certaines particularités communes, insignifiantes en apparence, mais permettant de les identifier même à l'état isolé.

Les cas les plus intéressants sont indubitablement ceux où les différents stades sont réunis dans une coque commune; ils sont d'une importance fondamentale pour l'identification de l'Algue.

En voici quelques uns, choisis au hasard: La figure 8 représente un kyste formé de 3 cellules dont deux, d'une teinte plus claire et d'un diamètre plus grand (de 38 μ), tranchent sur la troisième bien plus petite (20 : 25 μ) qui est d'une coloration plus sombre. La figure 9 fournit un autre exemple: Le kyste comprend trois cellules qui sont en train de se dégager parsuite de la gélification de la coque; la plus grande d'entre elles mesure 43, la plus petite que

23 μ. — Le cas le plus frappant est représenté par le figure 10 (pl. 5): Le kyste renferme deux cellules extrêmement différentes comme taille et comme couleur: L'une âgée, typique par ses grosses granulations jaunes et sa coque épaisse, mesure 32 μ, donc plus du double de l'autre, qui est un microkyste réduit à 16 : 18 μ.

Ce sont d'ailleurs ces mêmes microkystes, de teinte plutôt olivacée que l'on rencontre fréquemment à l'état libre; leur identification, par conséquent, ne présente plus le moindre doute.

Ces trois exemples sont complétés par un quatrième, représenté par la figure 11. Le kyste renferme dans sa coque gélifiée cinq cellules qui sont en train de se dégager les unes des autres. Quoique morphologiquement semblables, elles ne sont pas moins intéressantes parce qu'intermédiaires, par leur aspect, entre les cellules hétéroclites des cas précédents.

J'augmenterais volontiers le nombre des exemples, si l'espace disponible m'était moins parcimonieusement attribué. Je me bornerai, pour finir, de signaler que des observation analogues ont été faites par GEDDES (1882) et HIERONYMUS (1898). Leurs descriptions sont malheureusement trop incomplètes pour qu'on puisse en tirer les mêmes conséquences.

Les mikrokystes représentent — à mon avis — une catégorie spéciale de kystes déstinés à rajeunir les cellules vieillies.

Il existe, à côté d'eux, chez le *Gloeodinium*, encore d'autres organes de multiplication, inconnus, jusqu'à présent: Ce sont les *dinospores*. Elles se forment exclusivement pendant la bonne saison, p. e. en Août, d'après mes observations.

Comme leur développement s'effectue avec une rapidité surprenante (vingt) minutes environ),[1] il a, jusqu'à présent, échappé à l'attention des chercheurs. J'ai eu la bonne fortune de le suivre pas à pas, sur un même individu.

Voici comment se sont présentées les choses: dans un kyste jeune, très souvant un mikrokyste, apparaissent subitement les symptômes suivants, signes précurseurs d'une sporulation: d'abord le contenu cellulaire se détache à un endroit déterminé de la membrane (Fig. 12); puis celle-ci se gélifie sur le pôle opposé. A mesure qu'elle se dilate en vésicule (Fig. 13), elle absorbe tout le contenu cellulaire (Fig. 14). La transfusion une fois opérée, la nouvelle cellule, ainsi bourgeonnée

---

[1]) Vu la rapidité de l'éclosion, je n'ai pu qu'esquisser les différents stades. Les figures qui j'ai reproduites ont été dessinées d'après un matériel identique, trouvé plus tard.

sur l'ancienne (Fig. 15), se sépare d'elle, laissant derrière elle la coque vidée.

Cette cellule présente des charactères nouveaux, dès l'éclosion: Plus grande de taille et entourée d'une membrane extrêmement mince, elle dévoile dans son intérieur tous les détails du contenu (Fig. 16): L'un des deux pôles est occupé par une vacuole autour de laquelle se groupent les chromatophores en forme de bâtonnets allongés, de teinte brun marron.

La cellule, ainsi rajeunie, évolue incessamment en zoospores: Un sillon vient se creuser suivant l'axe longitudinal; il va en s'approfondissant et la divise finalement en deux moitiés égales (Fig. 17). Celles-ci se détachent aussitôt l'une de l'autre et s'arrondissent. Puis, avant même que la séparation soit complètement achevée, leur surface se creuse d'un autre sillon orienté obliquement par rapport à l'axe longitudinal. C'est dans ce sillon qu'on voit immigrer l'huile rouge qui, quelques instants plus tard, est expulsée de la cellule; finalement il se constitue, à sa surface, 2 fouets très typiques, l'un longitudinal, l'autre transversal: la métamorphose du kyste en dinospores est achevée (Fig. 18).

Ces observations, faites une seule fois sur un même individu, ont été refaites sur d'autres et ont été pleinement confirmées. En voici un second exemple non moins intéressant: des deux cellules d'un kyste l'une avait sporulé; la présence de deux dinospores qui venaient de naître (elles étaient encore munies des gouttes d'huile expulsées), le démontrait. Leur développement, débuté normalement, était arrêté par suite des conditions défavorables.

Signalons, en passant, que plusieurs des phénomènes décrits ci-dessus ont été entrevus par les anciens auteurs. Ainsi Bleisch (1863) voit échapper des kystes de son *Protococcus macrococcus* (identique, selon toute évidence, avec le *Gloeodinium montanum*) le contenu cellulaire muni, selon lui, de deux cils. Plus tard (1898) Hieronymus fait sur son *Urococcus Hookerianus* — synonyme d'après Klebs du *Gloeodinium montanum* — des observations qui s'accordent parfaitement avec les miennes. Cet auteur démontre que le kyste produit une sorte de bourgeon dans lequel immigre le contenu cellulaire. Une goutte d'huile est expulsée à ce moment. — Voilà tous les renseignements qu'on peut tirer de la littérature. Si incomplètes qu'elles soient ces données fournissent un témoignage de plus en faveur de notre thèse: L'organisme décrit sous le nom de *Gloeodinium montanum* peut, à un certain moment, produire des dinospores mobiles.

Ceci posé, on se demande pourquoi, en somme, l'existence d'une phase mobile aurait échappé à l'attention des chercheurs. Mes études bibliographiques, combinées avec mes propres observations, m'ont prouvé qu'en réalité elle était connue depuis longtemps; mais comme on ignorait sa connexion avec les états enkystés décrits ci-dessus, on l'avait élevée au rang d'une espèce autonome. Je suis convaincu que notre dinospore est identique avec le *Hemidinium nasutum* décrit par STEIN en 1878; j'insisterai, dans cet ordre d'idées, particulièrement sur le fait que l'auteur lui-même doute de la validité de son espèce; il suppose, sans cependant en fournir la preuve, que son *Hemidinium* rentre dans le cycle d'un *Glenodinium.*

Si les études faites ultérieurement par SCHÜTT (1887) et SCHILLING (1891) ajoutent quelques précisions aux observations de STEIN, la véritable nature du *Hemidinium nasutum* ne reste pas moins douteuse. Ces auteurs ont étudié de près l'enkystement de cette espèce; ils ont observé qu'après une période de motilité il y a résorption des fouets et des sillons. La Péridinée, passée à l'état de kyste temporaire, s'entoure d'une coque. Puis, au moment de sa germination, ce kyste constitue deux spores à l'intérieur même de la coque. Celles-ci, redevenues mobiles, s'échappent, en laissant la coque vidée.

La description donnée par SCHÜTT et SCHILLING confirme en certains points mes propres observations; mais elle n'est pas complète.

Il est d'un intérêt majeur que HIERONYMUS, abordant quelques années plus tard le problème sous une autre face, arrive à des résultats analogues aux miens.

Je n'insisterai pas sur les confusions qu'il commet dans son étude sur le *Urococcus Hookerianus* HASSAL (= *Gloeodinium montanum* KLEBS). Le travail de KLEBS en rend compte. Seul le fait nous intéresse que l'auteur est frappé par la ressemblance des kystes du *Urococcus Hookerianus* avec ceux du *Hemidinium nasutum.* Pourtant il n'ose affirmer leur identité, faute d'observations suffisantes.

Ayant repris cette question troublante, j'ai réussi non seulement à confirmer l'idée, émise timidement par HIERONYMUS, mais aussi à l'appuyer par une série d'arguments solides. J'invoquerai d'abord le fait, vérifié à plusieurs reprises et à des stations très éloignées les unes des autres: le *Gloeodinium montanum* est régulièrement associé avec le *Hemidinium nasutum,* très rarement avec d'autres espèces mobiles; on ne manquera pas de le trouver en société de cette soidisante espèce, à condition toutefois qu'on examine le matériel dans un état suffisamment frais. — Si ce fait appuie quelque peu notre thèse, un autre la prouve directement: les deux dinospores, à l'éclosion

desquelles j'avais assisté (Fig. 18), ne se distinguent en rien du *Hemidinium nasutum* des auteurs. Les uns et les autres sont asymétriques, de forme aplatie mesurant 24—28 : 16—17 μ. Les chromatophores, accumulés sur le pôle apical, sont d'une teinte brun marron; ils sont orientés perpendiculairement au sillon transversal; celui-ci, légèrement oblique, ne décrit qu'une demi-spirale autour de la cellule; en outre, il est caractérisé par la présence d'un rebord qui, vu de profil, fait saillie en forme de nez. Le sillon longitudinal, qui est d'ailleurs difficile à voir, se détache, selon les auteurs, sous un angle aigu du sillon transversal.

Ayant suivi de près l'évolution ultérieure des dinospores, j'ai vu leur enkystement tel que l'avait décrit Schütt et Schilling pour le *Hemidinium*. Après s'être mues pendant une dizaine de minutes, ces organes perdent leur motilité et montrent les premiers symptômes précurseurs de l'enkystement. Leur contenu cellulaire se contracte et subit des transformations très importantes; d'abord les chromatophores abandonnent leur disposition et leur forme régulière et se tassent dans la partie apicale plus large de la dinospore (Fig. 19). Après quoi la membrane extérieure se détache; puis le sillon transversal est résorbé et ressemble finalement à une vacuole; seule l'empreinte laissée dans la coque gélifiée témoigne de son ancien emplacement.

De pareilles mues se suivent de près et font disparaîte peu à peu tous les caractères typiques des dinospores. Le stade représenté par la figure 20 le démontre une fois de plus: La forme si typique que possédait la dinospore au moment de son enkystement est abandonnée; celle-ci s'arrondit et devient régulièrement ovale. Quant au sillon transversal devenu méconnaissable, il ne subsiste plus que sous forme d'encoche creusée dans la membrane gélifiée. Cette résorption est plus avancée dans le stade que représente la figure 21.

L'étude comparative des trois figures 19—21 nous révèle une autre particularité très importante: On remarque qu'à chaque nouvelle mue la coque se rompt exactement au même endroit, déterminé par l'emplacement du sillon transversal. Ceci se comprend, étant donné qu'il représente un lieu de moindre résistance. Cette déhiscence des coques superposées à des endroits correspondants est d'ailleurs typique pour les mues incomplètes; je l'ai déjà signalée et je l'ai figurée par le dessin (3). L'interprétation de ce phénomène laissée en suspens (p. 54) ne présente plus, dès lors, la moindre difficulté.

La rupture de la coque s'effectue, dans le cas particulier, sur le flanc droit, où se trouvait primitivement le sillon transversal; puis, après la rupture les bords se resoudent provisoirement par une pièce

de jonction. De nouvelles pièces se forment après des mues réitérées; leur nombre correspond à celui des mues; les autres ségments, soulevés passivement, s'entassent les uns sur les autres.

L'interprétation que je vieus de donner est confirmée par l'observation de certains cas, particulièrement intéressants: Il arrive fréquemment que des kystes, malgré leurs nombreuses mues, gardent, sur la périphérie de leur coque, l'empreinte même du sillon transversal. L'encoche correspondante, plus ou moins effacée, se retrouve dans toutes les couches successives. Ce caractère, insignifiant en apparence, est plus important que tous les autres; c'est lui qui nous permet d'établir la connexion entre les dinospores mobiles et les kystes les plus métamorphosés.

D'ailleurs l'examen du développement ultérieur des jeunes kystes nous amène aux mêmes résultats: Les chromatophores se concentrent de plus en plus sur l'un des deux bords de la cellule, alors que l'autre devient transparent et prend une teinte jaune d'or (Fig. 22). Ensuite le kyste abandonne sa forme ovale et devient sphérique (Fig. 23). Cette sphère, ayant subi de nouvelles mues, est finalement réduite à un minimum de grandeur; la figure 24 en fournit un exemple. Le kyste, on le voit, n'a plus rien de commun avec la dinospore ni par sa taille, ni par sa structure. Par contre, il est rigoureusement identique avec les mikrokystes que représentent les figures 9, 10 et 11 et dont la connexion avec les kystes adultes ressort de ces mêmes figures. Cette connexion, je le répète, est prouvée surabondamment par l'existence de tous les termes de transition.

En continuant l'observation des mikrokystes, on les voit augmenter de volume. En même temps, ils accumulent dans leur intérieur des matériaux de réserve et par le fait perdent leur transparence. Cette accumulation atteint son maximum à l'approche de l'hiver; elle entrave finalement en même temps que l'influence défavorable du milieu la croissance des kystes. Nous voici arrivés aux stades figurés au début du mémoire.

Ayant réussi à établir les liens qui unissent les stades si hétéroclites des *Gloeodinium montanum*, le but que je me suis proposé serait atteint. Il me reste à signaler quelques observations relatives à la pathologie de cet organisme.

On trouve parfois des individus anormaux, qui se distinguent des autres par la teinte bariolée de leur contenu cellulaire. A un état plus avancé leurs cellules sont caractérisées par la présence de grandes vacuoles; celles-ci sont remplies de corpuscules globuleux

réfringents (Fig. 25), dont le nombre augmente avec l'agrandissement des Vacuoles (Fig. 26). Par la croissance de ces corps étrangers le contenu cellulaire est refoulé peu à peu; ceux-ci occupent finalement toute la cavilé cellulaire. Le kyste représenté par la figure 27 que j'ai choisi comme exemple, a, de cette façon, complètement perdu son aspect normal. Il s'ébauche alors, à un endroit déterminé de la coque, une petite excavation qui se creuse de l'intérieur jusquà la surface; elle s'allonge ensuite en un tuyau minuscule faisant saillie au dehors. Celui-ci reste, en attendant, fermé par une petite soupape située à la face interne de la coque. La voie une fois dégagée, par gélification de cette soupape, le contenu étranger est expulsé hors du kyste (Fig. 28). Seule la coque subsiste, vidée, ou renfermant parfois un petit résidu d'huile rouge.

La question se pose: Quelle est la nature de l'anomalie décrite ci-dessus? Les renseignements tirés de la littérature sont insuffisants: Hieronymus (1898) et Klebs (1912) ont bien observé de pareils symptômes qu'ils attribuent à l'infection par un parasite; mais ni l'un ni l'autre n'ont songé à déterminer la nature du parasite.

On est mieux fixé sur un cas analogue, signalé chez un *Péridinien* voisin, le *Glenodinium cinctum.* Dangeard, qui l'a étudié de près, donne au parasite le nom de *Sphaerita* et en fait une *Chytridiacée.* Ce champignon pénètre à l'intérieur du *Glenodinium* enkysté et se nourrit de son contenu cellulaire; puis, ayant acquis sa grandeur définitive, il produit un zoosporange qui remplit toute la cavité cellulaire. Après sa maturation, le zoosporange perce la coque par un tuyau et laisse échapper des zoospores biciliées.

La description de Dangeard correspond exactement à la mienne. Peut-être le parasite du *Glenodinium* est-il identique avec celui du *Gloeodinium.* La décision définitive de cette question nécessiterait des études cytologiques, que je n'ai pu entreprendre jusqu'ici faute d'un matériel suffisant.

Partie générale.

Voici, en résumé, les conclusions auxquelles ont abouti mes recherches:

1. Le *Gloeodinium montanum* est une véritable *Péridinée* chez laquelle l'état enkysté prédomine considérablement l'état mobile.

2. Ses kystes présentent beaucoup plus de ressemblance avec ceux des *Péridiniens* mobiles qu'on ne l'avait soupçonné jusqu'a présent.

Il n'y a donc pas lieu, comme le propose KLEBS, de classer cette espèce dans un groupe intermédiaire entre les *Péridiniens* et les *Chlorophycées.*

Ces résultats se basent en première ligne sur les observations suivantes:

En partant de stades aussi hétéroclites que le sont des kystes sénescents d'une part et les dinospores de l'autre, on aboutit toujours à des stades absolument identiques, tels que les mikrokystes; ces mikrokystes se rattachent par tous les termes de transition aux kystes sénéscents et sont, d'autre part, à même de se transformer en dinospores. On arrive nécessairement à la conclusion que tous ces stades rentrent dans le cyle évolutif du *Gloeodinium montanum.*

Une autre question serait de savoir, si des kystes morphologiquement identiques appartiennent toujours au même genre. Si l'on répond à cette question par la négative, on rejettera, à priori, une étude comme celle-ci, qui se base uniquement sur la comparaison morphologique; seule la culture pure pourrait alors nous fournir des résultats concluants. Si, au contraire, on admet la validité d'une classification purement morphologique, dans le cas où la méthode des cultures pures est inappliquable, on reconnaîtra, ipso facto, le bien fondé de mes conclusions.

D'ailleurs, la comparaison du *Gloeodinium* avec les autres *Péridiniens* mobiles, et aussi avec leurs représentants sédentaires, nous fournit une nouvelle série d'arguments. J'ai basé cette comparaison d'une part sur les études faites par STEIN (1878) et par POUCHET (1883) du *Glenodinium cinctum* et du *Péridinium tabulatum*, par SCHÜTT (1887) du *Péridinium acuminatum*, par HUBER et NIPPKOW (1922) du *Ceratium hirundinella*, de l'autre sur le travail fait par KLEBS (1912) sur les *Phytodiniacées* et celui de CHATTON (1921) sur les Péridiniens ectoparasites.

Prenons, pour commencer les *Peridiniens* libres et comparons leur germination avec celle du *Gloeodinium.* Les kystes, temporaires chez les uns, permanents chez l'autre, donnent les deux, lors de leur germination, des dinospores. Chez les premiers, les dinospores, sont du type *Gymnodinium*, chez le *Gloeodinium* du type *Hemidinium.* Chez ceux-ci les dinospores se constituent encore à l'intérieur du kyste avant la mue, chez celui-là elles se développent après la mue.

Cette différence est insignifiante — à mon avis. Car, dans certaines conditions, les dinospores du *Gloeodinium* sont également

internes. C'est ainsi, du moins, que j'interprète quelques stades incomplètement développés, correspondant vraisemblablement à une sporulation précoce qui avait avorté.

Si, pour continuer, nous comparons la structure des *Gloeodinium* avec celle des *Péridiniens* libres, les analogies ne manqueront pas. J'insiste tout particulièrement sur la grandeur et la pigmentation des différents individus. A cet égard, Pouchet constate chez les *Péridiniens* libres un **polymorphisme** qui égale tout à fait celui du *Gloeodinium*. Rien de plus variable que leur taille et leur teinte; en examinant de nombreux individus, on trouve toute la gamme des tons depuis le jaune jusqu'au brun foncé; ceci dépend surtout de leur âge: plus ils sont âgés, plus ils sont clairs. Ce même fait, d'ailleurs, a été constaté par Chatton chez certains *Péridiniens* ectoparasites qui possèdent de véritables „couleurs de sénéscence".

Hubert et Nippkow, par leurs recherches expérimentales toutes récentes (Flora 1923), ont également mis en évidence le polymorphisme du *Ceratium hirundinella.*

Passons en revue, pour les comparer, les *Phytodiniacées*, chez lesquelles prédomine l'état enkysté. Leur développement se rapproche beaucoup plus de celui du *Gloeodinium* que ne l'avait pensé Klebs. Le *Cystodinium*, en particulier, dont la sporulation correspond à celle du *Gloeodinium*, établit, par sa plus grande motilité, un pont entre celui-ci et les *Péridiniens libres.* Seul le fait que sa sporulation est précoce et précède la mue, distingue l'un des autres. Ce détail est cependant insignifiant.

Sans cela, les analogies sont parfaites, jusque dans les moindres détails: il y a, p. e., expulsion d'huile par les dinospores, exactement comme chez le *Gloeodinium.*

Au *Cystodinium* et *Gloeodinium* se rattacherait ensuite le *Hypnodinium* dépourvu de motilité, mais possédant encore le sillon transversal, typique des *Péridiniens.* A en croire Klebs, ce dernier vestige d'une ancienne motilité aurait finalement disparu dans les *Tetradinium* et *Stylodinium.*

C'est sous toute réserve que je cite ces observations, qui m'inspirent aussi peu de confiance que celles qu'il avait faites sur le *Gloeodinium.*

D'ailleurs les faits publiés par Pascher, il y a une dizaine d'années (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1914), viennent à l'appui de ma critique. Cet auteur a signalé la scissiparité et la sporulation chez le *Hypnodinium*, *Phytodiniacée* typique selon Klebs. D'après ce résultat cette espèce serait directement voisine du *Gloeodinium*;

elle s'en distingue par le fait que le kyste se cloisonne avant la mue invariablement en quatre cellules; cette régularité est abandonnée chez la *Gloeodinium* suivant mes observations.

Passons finalement aux belles études de CHATTON sur les *Péridiniens* parasites devenus sédentaires; parmi eux, les ectoparasites se rapprochent le plus des *Phytodiniacées*. Ils s'en distinguent par le fait que leur structure végétative est bien plus réduite; par contre, leurs organes de multiplication sont plus perfectionnés. Malgré ces différences, ils possèdent un caractère commun avec les *Phytodiniacées*: leurs spores ont gardé tout à fait les caractères typiques des *Péridiniens* mobiles.

D'autres analogies se présentent, si l'on compare le mode de multiplication chez les uns et les autres. C'est ainsi que la scissiparité des *Péridiniens* ectoparasites est absolument identique à celle que je viens de décrire chez le *Gloeodinium montanum*. La ressemblance est d'autant plus frappante, lorsque (comme c'est le cas du *Apodinium*) la scissiparité est accompagnée de mues et que les anciennes coques s'entassent sur des nouvelles.

La comparaison fort intéressante établie par CHATTON du mode de multiplication des *Péridiniens* mobiles et sédentaires s'applique également au *Phytodiniacées* et au *Gloeodinium* en particulier.

Cet auteur démontre que la scissiparité est toujours le mode de multiplication le plus primitif, soit chez les *Péridiniens* libres, soit chez les *Péridiniens* sédentaires.

Parmi ces derniers, les ectoparasites dont le corps végétatif se rapproche le plus de celui des *Péridiniens* mobiles, ont maintenu la scissiparité; par contre, les endoparasites l'ont peu à peu remplacé par la sporulation.

Si l'on passe en revue, pour ce qui concerne la sporulation, la série des *Péridiniens* parasites, on assiste à une spécialisation de plus en plus grande des cellules sporigènes; cette spécialisation correspond tout à fait à l'importance que prend le phénomène de la sporulation:

Alors que, dans les espèces moins évoluées, toutes les cellules du kyste se transforment d'une manière égale en spores, on voit, dans les espèces supérieures, un seul segment, appelé gonocyte, se spécialiser dans cette fonction. Cette particularité, pense CHATTON, est propre exclusivement aux espèces parasites et n'aurait rien de comparable chez les espèces libres.

Si le *Gloeodinium*, par son mode de vie, diffère des *Péridiniens* ectoparasites, rien n'exclue que ses organes de multiplication ne présentent des analogies. Ne pourrait-on voir, dans ces microkystes,

un premier pas vers la formation de cellules specialisées, tels que les gonocytes? De fait, j'ai constaté que ce sont ordinairement ces mikrokystes rajeunis, et non les kystes sénescents, qui engendrent des dinospores.

Si, par ce caractère, le *Gloeodinium* a une certain ressemblance avec les *Péridiniens* parasites plus spécialisés, il garde, d'autre part, un trait ancestral: la scissiparité prédomine considérablement la sporulation, qui est plutôt rare.

L'étude des autres *Phytodiniacées* serait à reprendre sérieusement. Elle seule pourrait créer de nouveaux points de comparaison.

Institut Botanique de l'Université de Strasbourg,
Février 1924.

Liste bibliographique.

Archer (1870): On Chlamydomyxa labyrinthula nov. gen. et nov. spec. Quart. Journ. Micr. Sci. T. 15.

Bergh (1887): Über den Teilungsvorgang bei Dinoflagellaten. Zool. Jahrb. Bd. 2 p. 73–87.

Bleisch (1863): Protococcus macrococcus Hedwigia II.

Braun, A. (1849); Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung in der Natur. Freiburg i. Br.

Chatton (1919): Les Péridiniens parasites. Thèse. Paris.

Dangeard (1888): Les Péridiniens et leurs parasites. Journ. de Botanique p. 126.

Doflein: Lehrbuch der Protozoenkunde.

Dogiel (1908): Beiträge zur Kenntnis der Peridineen. Mitt. der zool. Station zu Neapel Bd. 18.

Entz (1909): Über die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. Math.-naturw. Berichte Ungarn Bd. 25 p. 240.

— (1913): Über ein Süßwasser-Gymnodinium. Arch. f. Protistenk. Bd. 29.

Geddes (1882): Observations on the resting stade of Chlamydomyxa labyrinthoides Quartern. Journ. of Micr. Sci. T. 22.

Hassal: Freshwater algae XV new ser. p. 325 LXXX.

Hieronymus (1898): Zur Kenntnis von Chlamydomyxa labyrinthoides. Hedwigia Bd. 37 p. 1.

Huber u. Nippkow (1922): Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von Ceratiumcysten. Zeitschr. f. Bot. p. 368.

Jollos (1910): Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 p. 179.

Klebs (1885): Über die Organisation und systematische Stellung der Peridineen. Biol. Zentralbl. p. 705.

— (1888): Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Untersuch. bot. Inst. Tübingen.

— (1912): Über Flagellaten- und Algen-ähnliche Peridineen. Verh. math.-naturw. Ver. Heidelberg.

Kofoid, C. A. et Swezy, O. (1921): The free living unarmored dinoflagellatae. Mem. Univ. California Vol. 5.
Kützing: Phycologia generalis p. 169.
—: Species algarum p. 207.
Lauterborn (1895): Protozoenstudien: Kern- und Zellteilungen von Ceratium hirundinella. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59.
Oltmanns (1921): Morphologie und Biologie der Algen. I. Teil. G. Fischer, Jena.
Pascher (1914): Flagellatae I. dans: Süßwasserflora Deutschlands etc. Heft 1. Allgemeiner Teil.
Pavillard (1922): Pronoctiluca et Noctiluca. Bull. de la soc. bot. de France p. 365.
Poche (1913): Das System der Protozoen. Archiv f. Protistenk. Bd. 30 p. 125.
Pouchet, G. (1883): Contribution à l'histoire des Cilioflagellées. Journ. d'Anat. et de Physiol. p. 400.
— (1885): Nouvelles contributions à l'histoire des Péridinéens marins. Ibid. p. 28.
Rabenhorst: Flora europaea algarum III p. 31.
Richter, P. (1886): Bemerkungen zu einer in der Phycotheca universalis II herausgegebenen Alge. Hedwigia p. 249.
Schilling, A. J. (1891): Süßwasser-Peridineen. Flora Bd. 74.
— (1913): Dinoflagellaten (Peridineen). Heft 3 der Süßwasserflora Deutschlands. G. Fischer (Jena).
Schütt (1887): Über die Sporenbildung mariner Peridineen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. p. 364.
Stein (1878): Der Organismus der Flagellaten und Infusionsthiere. III. Abt. I. Hälfte.
— (1883): Idem II. Hälfte.
Zederbaur (1904): Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von Ceratium hirundinella. Ber. d. deutsch. bot. Ges. p. 1.

Explication des figures.

Planche 4.

Fig. 1. Kyste adulte pluricellulaire.
Fig. 2—3. Mues incomplètes d'un kyste moyen et adulte.
Fig. 4—7. Stades progressifs de la division cellulaire des kystes.
Fig. 8—9. Formation des mikrokystes.

Planche 5.

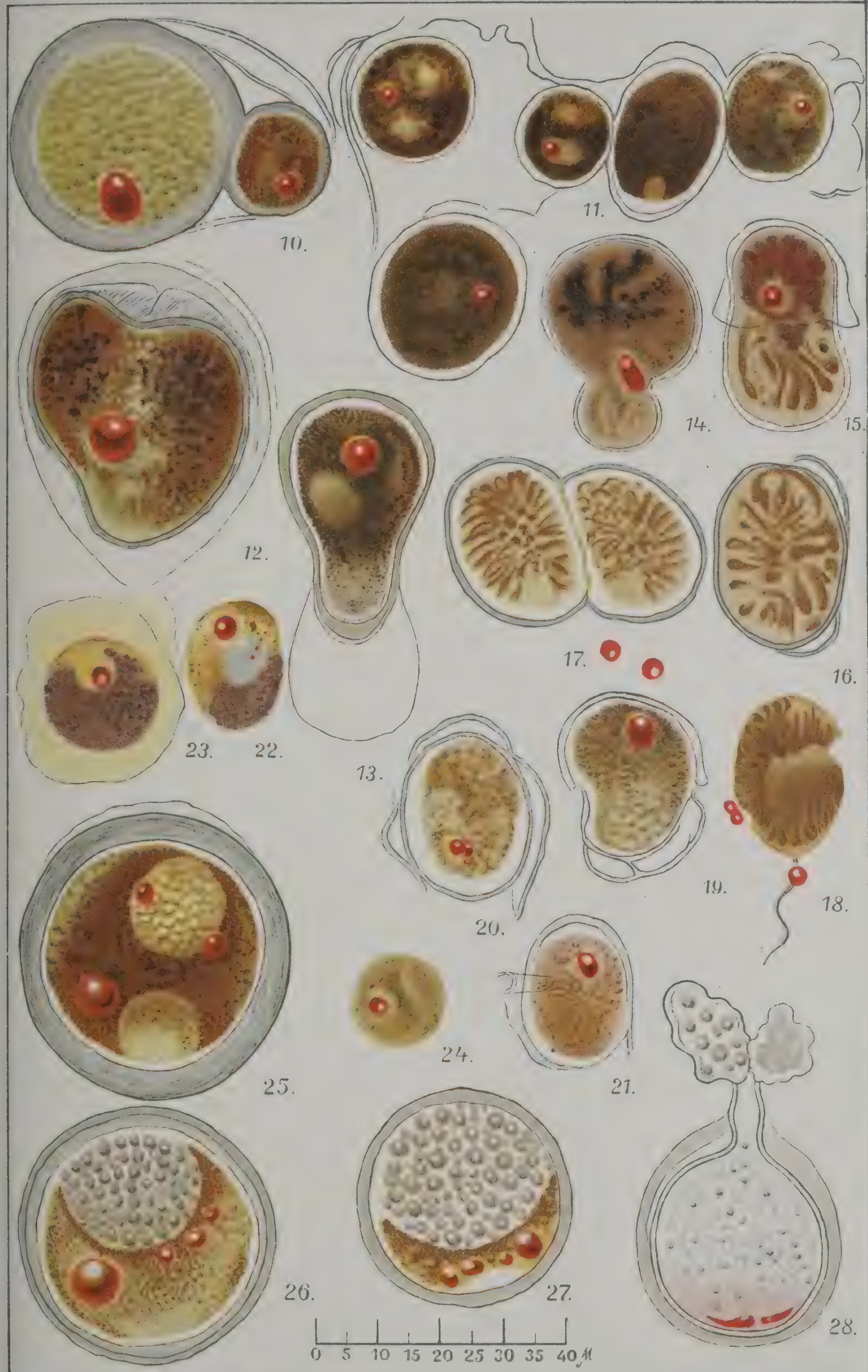
Fig. 10—11. Formation des mikrokystes.
Fig. 12—18. Stades progressifs de la sporulation des kystes.
Fig. 19—24. Stades progressifs de l'enkystement des dinospores.
Fig. 25—28. Stades progressifs de l'infestation des kystes par une Chytridiacée.



Killian

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena



Killian

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith Anst. v. E. Giltsch, Jena.

Über *Polyangium parasiticum* n. sp., eine submerse, parasitische Myxobacteriacee.

Von
Lothar Geitler (Wien).

(Hierzu 10 Textfiguren.)

Allgemeiner Teil.

Die Myxobacteriaceen stellen eine morphologisch und biologisch gut abgegrenzte Gruppe niederer Organismen dar. Ihr Charakteristikum ist das Zusammentreten von geißellosen, bakterienartigen Zellen zu aktiv beweglichen Schwärmen, die eine große Ähnlichkeit mit den Plasmodien der Myxomyceten zeigen, weshalb man sie auch Pseudoplasmodien genannt hat, und das Auftreten von Cysten, die am Ende der Vegetationsperiode durch Kontraktion des Pseudoplasmodium und Ausscheidung einer Wand, die das Ganze umgibt, gebildet werden. Die höher entwickelten Formen bringen es dabei zu komplizierten, an die Sporenbehälter der Myxomyceten erinnernden Bildungen, zu sog. Cystophoren, die sich in einen Stiel und die von diesem getragenen eigentlichen Cysten gliedern. Der Stiel dient hier denselben Funktionen wie bei den Myxomyceten, nämlich der Emporhebung der Fortpflanzungsorgane über das Substrat.

Die einzelnen Myxobakterienzellen sind untereinander nur durch toten Schleim verbunden und es ist deshalb eigentümlich zu sehen, wie die gesamte Stäbchenmasse sich im Schwarm wie ein einheitlicher Organismus verhält und regelmäßige Bildungen wie etwa die Cysto-

phore von *Chondromyces* hervorbringt. Über die Reizvorgänge, die ablaufen, ist so gut wie nichts bekannt. Sicher ist nur, daß sowohl die Bewegungen im Pseudoplasmodium wie die bei der Cystenbildung durch Bewegungen der einzelnen Bakterienzellen zustande kommen. Es handelt sich dabei um ein langsames Kriechen in der Längsachse des Stäbchens; manchmal erfolgt eine Umkehrung der Bewegungsrichtung. Der Mechanismus des Vorganges ist nicht aufgeklärt; Geißeln und Pseudopodien sind sicher nicht vorhanden. Vermutlich spielt die Ausscheidung des Schleimes, der jede Zelle umgibt und der zu den zusammenhängenden Schleimmassen der Pseudoplasmodien zusammenfließt, eine Rolle. Von der Oscillatorienbewegung unterscheidet sich die Bewegung der Myxobakterienstäbchen dadurch, daß keine Rotation um die Längsachse stattfindet.

Über die Cytologie hat niemand eingehend gearbeitet. Ein Kern konnte nicht festgestellt werden, was jedoch nicht viel beweist. Ich selbst habe mich dafür nur soweit interessiert, als notwendig war, um einen Vergleich mit dem Cyanophyceen-Protoplasten durchzuführen. Das Ergebnis ist, daß keine Ähnlichkeit zwischen Myxobakterien und Blaualgen besteht und kein Grund vorliegt, die beiden Gruppen in irgendwelche Beziehungen miteinander zu bringen.

Was die systematische Stellung der Myxobakterien anlangt, so läßt sich vorläufig noch nichts Sicheres aussagen. Man stellt sie wegen der Gestalt und Größe der Zellen und der Unkenntnis ihres Inhaltes, wegen der Vermehrung durch bloße Zweiteilung und der heterotrophen Lebensweise üblicherweise zu den Bakterien.

So wenig man über diese Organismen weiß, so interessant sind sie durch eine ganze Reihe von Eigenschaften. So ist die Imitation der Myxomycetenorganisation sehr eigentümlich. Die Plasmodien und Pseudoplasmodien verhalten sich ganz ähnlich und sind ihrem Wesen nach doch ganz verschiedene Bildungen. Das Plasmodium der Myxomyceten stellt eine einheitliche Plasmamasse mit Kernen dar, das die bekannten Lebenserscheinungen wie Reizperzeption, Beweglichkeit u. dgl. zeigt. Bei den Myxobakterien wird dasselbe durch das Zusammenwirken von einzelnen, in leblosem Schleim liegenden Zellen erreicht. Die Bewegungsäußerungen, die bei dem Myxomycetenplasmodium dem Plasma zukommen, scheint bei den Pseudoplasmodien der Myxobakterien der Schleim auszuüben. In Wirklichkeit sind es die Bewegungen der einzelnen Zellen, die gesetzmäßig zusammenwirken, so daß das Pseudoplasmodium den Eindruck eines Individuums macht. Die Ähnlichkeit ist so stark, daß die Pseudoplasmodien von älteren Autoren für echte Plasmodien gehalten

wurden. Es wird hier dasselbe von zwei ganz verschiedenen Organismengruppen auf ganz verschiedenen Wegen erreicht.

Das gleiche gilt für die reproduktive Periode. Die Ähnlichkeit geht hier bis in kleine Einzelheiten. So wird bei den Myxomyceten der Stiel der Sporenbehälter in der Weise gebildet, daß das Plasma die zu seinem Aufbau nötige Substanz einseitig abscheidet und sich dadurch immer höher emporhebt; nie wird der Stiel vom Plasma durchkrochen oder entsteht einfach durch Erhärtung des Plasmas. Genau so handelt es sich bei den Stielen der Cystophoren von *Chondromyces* nicht um erstarrte Pseudoplasmodien, sondern um eine vom Pseudoplasmodium abgeschiedene Substanz, die das Pseudoplasmodium in die Höhe hebt. Man findet deshalb im Stiel auch keine Stäbchen; es ist von vornherein unorganisiert. Nähere Details sind in der angegebenen Arbeit von Quehl mitgeteilt.

Wie es bei den Myxomyceten Formen gibt, die keine gestielten und kompliziert gebauten Sporenbehälter bilden, so finden sich auch unter den Myxobakterien Gattungen, bei welchen das Pseudoplasmodium am Ende der Vegetationsperiode einfach in eine Anzahl kugeliger, dem Substrat aufliegender Cysten zerfällt. Diesem Typus gehört unter anderem die Gattung *Polyangium* an.

Von Interesse ist die folgende Tatsache. Baur ist es gelungen, Cystenbildung unter Wasser zu erzielen. Mit Ausnahme des hier zu beschreibenden *Polyangium parasiticum* leben alle Formen auf mehr weniger feuchten Substraten, wie Mist verschiedener Tiere, moderndem Holz, faulenden Flechten u. dgl., aber nie im Wasser. Die Cystophore bzw. die Cysten werden dann in der Luft gebildet und auch durch die Luft verbreitet. *Polyangium parasiticum* aber bildet seine Cysten immer unter Wasser. Es liegt hier der Fall vor, daß eine Eigentümlichkeit, die bei einer Form bloß möglich ist, bei einer anderen konstant wird. Ob bei *Polyangium parasiticum* die Cystenbildung in Luft experimentell auszulösen ist, ist mir unbekannt, sie kommt aber am natürlichen Standort jedenfalls nicht vor.

Die Cystenbildung unter Wasser verläuft genau so wie die Cystenbildung der Luftformen. Es kann keine Rede davon sein, daß es sich bei den Luftformen um eine bloße Eintrocknung handelt, wie man leicht glauben könnte. Der Vorgang ist längst nicht so einfach, wie er aussieht. Trockenheit wirkt zwar als Reiz, ist jedoch nicht der einzige Reiz, der die Cystenbildung hervorrufen kann; im Freien ist die Trockenheit sozusagen der gebräuchlichste Reiz, der den Luftformen immer zur Verfügung steht. Es bestehen aber noch

mehr Möglichkeiten für den Organismus, zu seinem Ziel zu kommen. Von diesen vielen Möglichkeiten wird dann eine bestimmte durch dauernden Gebrauch bevorzugt und es kann der Fall eintreten, daß die anderen schließlich nicht mehr benutzt werden können. Vielleicht wird man unter den Myxobakterien mehrere solche Stufen finden, wenn man sie daraufhin untersuchen wird. Ursprüngliche Formen wären solche, die wie BAUR's *Myxococcus ruber* noch auf alle möglichen Reize reagieren; extreme Formen die, die sich an einen einzigen Reiz „gewöhnt" haben, z. B. an das Austrocknen oder an den unbekannten Reiz, der die Cystenbildung unter Wasser bei *Polyangium parasiticum* bewirkt. Diese Gattungen oder Arten würden dann nur in Luft bei bestimmtem Feuchtigkeitsgrad oder nur in Wasser ihre Cysten bilden.

Ziemlich einheitlich sind die Ernährungsverhältnisse der Myxobakterien: alle sind saprophytisch. Nur *Polyangium parasiticum* ist parasitisch, und zwar — soweit ich gesehen habe — spezialisiert auf eine einzige Wirtspflanze.

Spezieller Teil.

A. Vorkommen.

Polyangium parasiticum trat in Algenmaterial, das vorwiegend *Cladophora* enthielt, auf. Der Fundort ist ein kleiner Teich, der sich in einer alten, unbenutzten Lehmgrube einer Ziegelei in Vösendorf bei Wien gebildet hatte. Das Wasser ist schwach salzhaltig, was aus dem Vorkommen halophiler Algen wie *Gloeocapsa crepidinum* zu schließen ist; in der Umgebung findet man typische Halophyten (*Aster tripolium*).

Eine Bestimmung der *Cladophora*-Art, auf der *Polyangium parasiticum* in der zweiten Periode seiner Entwicklung parasitiert, war wegen des Zustandes, in dem sich die Alge befand, nicht mit Sicherheit möglich. Das im Dezember frisch gesammelte Material bildete freischwimmende Watten; ein primäres Rhizoid war nicht zu beobachten. Im Mikroskop zeigte sich das Bild von *Cladophora fracta* im status hiemalis. Während der Kultur in BENECKE-Nährlösung entwickelte sich ein Zustand, der am meisten Ähnlichkeit mit dem

---

[1]) Vgl. BAUR.

status frondescens von *Cladophora fracta* besaß: aus den tonnen- oder amphoraförmigen Ruhezellen wuchsen außerordentlich lange, dünne, unverzweigte Fäden aus. In diesem Zustand verharrte die Alge bei frischem Aussehen bis April, als die Untersuchung abgebrochen wurde. Demnach handelt es sich sehr wahrscheinlich um *Cladophora fracta*.

Die Alge wurde in einem kleinen Aquarium, das mit verdünnter Benecke-Lösung gefüllt war und bei ungefähr 10° C im diffusen Tageslicht stand, kultiviert. Das Wachstum war gut. Größtenteils trieben die Ruhezellen junge Fäden; nur wenige starben ab. In den toten Zellen tummelten sich verschiedene *Chytridiales*, die den Zellinhalt zersetzten. Die Bakterienentwicklung war in der Kultur sehr gering, ebenso die Entwicklung von Protozoen.

In den abgestorbenen und in Zersetzung begriffenen Fäden traten die Pseudoplasmodien von *Polyangium parasiticum* auf, vermehrten sich stark, gingen dann auch auf die jungen in der Kultur gewachsenen Fäden über, die sie zum Absterben brachten, und bildeten schließlich Cysten. Die Ansammlungen der braunen Cysten inmitten der abgestorbenen gelben Fäden waren schon makroskopisch als kleine braune Flecken in dem grünen Gewirr der *Cladophora*-Fäden sichtbar. Später breitete sich die Myxobakterie in der Kultur weiter aus und tötete fast die ganzen *Cladophora*-Bestände; nur ein kleiner Rest blieb übrig, nachdem alle *Polyangium*-Schwärme Cysten gebildet hatten. Die ganze Entwicklung dauerte ungefähr 3 Wochen. Weshalb nicht der ganze Nährstoffvorrat verbraucht wurde, ist mir nicht verständlich.

Auf das *Polyangium* wurde meine Aufmerksamkeit erst durch das Auftreten der Pseudoplasmodien in der Rohkultur gelenkt, so daß mir der Anfang der Entwicklung, d. h. die Keimung der Cysten, aus denen die Pseudoplasmodien jedenfalls hervorgegangen waren, entging. Im frisch gesammelten Material sah ich keine Cysten; sie waren aber wohl darin enthalten und sind von mir nur übersehen worden. Ich halte es für sicher, daß das *Polyangium* mit dem Material in die Kultur eingeschleppt wurde und nicht erst eine nachträgliche Infektion stattgefunden hat. Wenn eine Infektion durch die Luft möglich wäre, so wäre nicht einzusehen, weshalb ich das *Polyangium* nicht schon öfters gefunden hätte und es nur gerade in dieser einen Kultur aufgetreten wäre. Es ist auch die Entwicklung von *Polyangium parasiticum* ganz an die *Cladophora* gebunden, so daß die naheliegendste Annahme die ist, daß es schon von vornherein mit ihr zusammen vorkam.

B. Entwicklungsgeschichte.

Da ich den Beginn der Entwicklung in der Kultur versäumte und die in der Kultur gebildeten Cysten auf keine Weise zum Keimen zu bewegen waren, wie noch berichtet werden wird, so bleibt hier eine Lücke offen.

Die Entwicklung vom Pseudoplasmodium an läßt zwei Abschnitte erkennen, einen vegetativen und einen reproduktiven. Das vegetative Stadium ist durch das bewegliche, vegetative Pseudoplasmodium charakterisiert, das reproduktive durch das reproduktive Pseudoplasmodium und durch die Cystenbildung. Morphologisch unterscheiden sich die vegetativen Schwärme von den reproduktiven dadurch, daß in den ersteren die Stäbchen meist, wenigstens auf kürzere Strecken, parallel gelagert sind, die ganze Stäbchenmasse in einzelne Stränge aufgelöst ist und relativ lebhafte Kriechbewegung vollführt (Fig. A); in den reproduktiven Plasmodien ist die Lagerung der einzelnen Bakterienzellen unregelmäßig, die Stränge sind verschwunden und das Pseudoplasmodium ist etwas kontrahiert, die Ortsveränderung ist sistiert (Fig. F a u. G a). Physiologisch sind die beiden Stadien dadurch deutlich verschieden, daß in der vegetativen Periode die Ernährung saprophytisch, in der reproduktiven dagegen parasitisch erfolgt. An der Grenze der beiden Stadien tritt eine Umstimmung in reiz- und ernährungsphysiologischer Hinsicht ein: die Pseudoplasmodien, die anfangs in toten oder später auf lebenden *Cladophora*-Fäden kriechen, ohne den Versuch zu machen, auszusaugen, beginnen zu einem bestimmten Zeitpunkt lebende *Cladophora*-Zellen anzubohren. Sie begeben sich von Stellen, an denen sich reichlich braune Ballen verschiedener in Zersetzung begriffener Objekte befinden, fort und kriechen auf frische, grüne Zweige hinauf. Dort angelangt, kommen sie zur Ruhe und greifen zunächst die Membran an, die sich unter ihrer Einwirkung aufblättert und in ihre einzelnen Schichten spaltet (Fig. C). Durch sukzessive Auflösung der Schichten wird eine schmale Öffnung geschaffen, die groß genug ist, um als Durchtrittsstelle für das Pseudoplasmodium zu dienen (Fig. G b); durch diese Öffnung wälzt sich die Bakterienmasse in die Zelle hinein. Das Protoplasma der *Cladophora*-Zelle reagiert auf die ersten Angriffe des Pseudoplasmodiums mit Plasmolyse, die immer allseitig gleich stark erfolgt. Die Kontraktion ist anfänglich schwach, wird aber deutlich, wenn das Pseudoplasmodium die inneren Membranschichten zu perforieren beginnt (Fig. C a, Zelle 4).

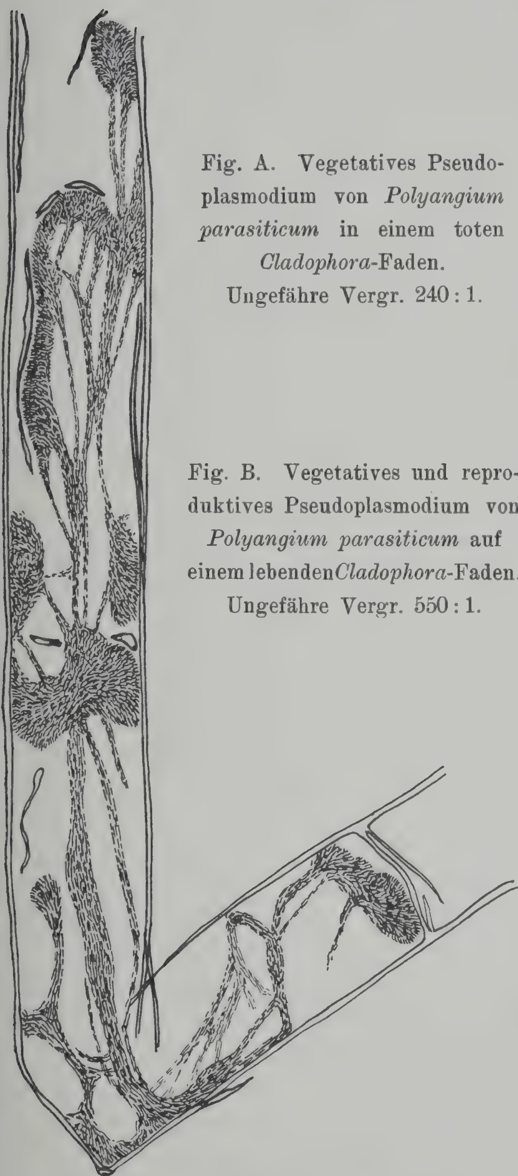


Fig. A. Vegetatives Pseudoplasmodium von *Polyangium parasiticum* in einem toten *Cladophora*-Faden. Ungefähre Vergr. 240 : 1.

Fig. B. Vegetatives und reproduktives Pseudoplasmodium von *Polyangium parasiticum* auf einem lebenden *Cladophora*-Faden. Ungefähre Vergr. 550 : 1.

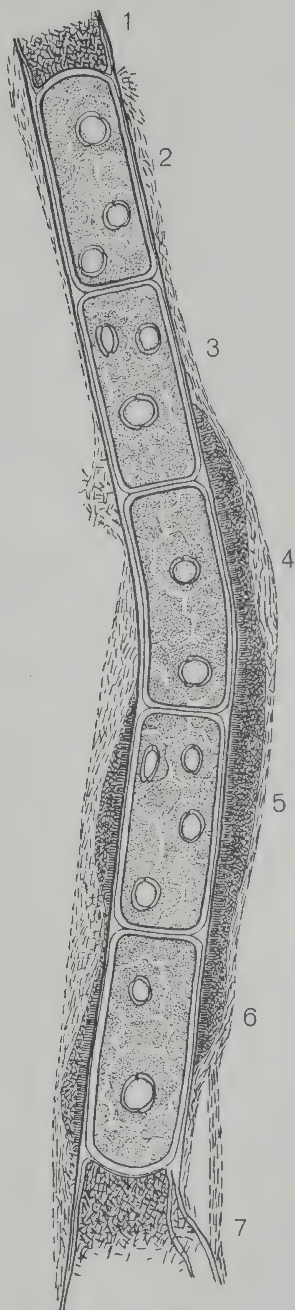


Fig. A.

Fig. B.

Ist das Pseudoplasmodium klein (Fig. G), so zwängt es sich in seiner Gänze in die Zelle hinein, umfließt den Protoplasten, der sich gelb gefärbt hat, und beginnt nun mit der Nahrungsaufnahme. Anfangs bildet der Protoplast noch einen einheitlichen, zusammengepreßten Ballen, in dem sich noch die Stärkeschalen der Pyrenoide unterscheiden lassen (Fig. G b); später wird er in einzelne Stücke zerlegt, die immer kleiner werden (Fig. G c u. d). Das Pseudoplasmodium kontrahiert sich inzwischen, rundet sich, soweit es die Raumverhältnisse in der Zelle zulassen, ab und bildet schließlich unter Abscheidung einer Wand eine Cyste. Die Nahrungsteilchen, die ursprünglich im Zentrum der Bakterienmasse lagen, kommen nach und nach unter steter Zerkleinerung an die Peripherie. In unreifen Cysten (Fig. G d) sind sie als mehr weniger zusammenhängender, grünbrauner Saum noch deutlich sichtbar, in älteren sind sie verschwunden. Die reife Cyste ist an der Hand in Hand mit den letzten Verdauungsstadien gehenden Braunfärbung der Wand leicht kenntlich. Ein Teil der Nahrungsteilchen wird von dem sich bei der Cystenbildung kontrahierenden Pseudoplasmodium in der Regel zurückgelassen (Fig. G d, oben).

Ist das Pseudoplasmodium größer, so bildet es nicht eine einzige Cyste, sondern zerfällt in mehrere. Sonst spielt sich im wesentlichen alles genau so wie bei den kleinen Schwärmen ab. Ein Unterschied besteht darin, daß das Pseudoplasmodium wegen seiner Größe nicht ganz in die Zelle eindringen kann und daher teilweise außen bleibt. Ist der nicht eindringende Teil größer als der eindringende, so wird der Zellinhalt regelrecht ausgesogen. Es geschieht dies durch zentrifugales Verteiltwerden der Nahrungsteilchen, ganz so, wie dies bei den kleineren Pseudoplasmodien geschildert wurde.

Ist das Pseudoplasmodium schließlich so groß, daß es sich über mehrere Zellen des befallenen Fadens erstreckt, so dringt es in mehrere, meist in alle Zellen, die es bedeckt, ein. Das Eindringen erfolgt nicht immer gleichzeitig, in extremen Fällen kommen Intervalle von 24 Stunden vor. Das Öffnen der Membranen, das Eindringen und die Nahrungsaufnahme erfolgt in der geschilderten Weise. Die Bakterienmassen sind hier so mächtig, daß sie schließlich das ganze befallene Fadenstück durchsetzen, dabei auch die Querwände der Zellen angreifen, wodurch ursprünglich voneinander entfernte Teile des Pseudoplasmodiums im Innern des Fadens miteinander in Berührung kommen. Eine weitgehendere Ortsveränderung tritt jedoch nicht ein, nachdem sich die Bakterien einmal in

den Zellen ausgebreitet haben; jeder Teil bleibt in der Zelle liegen, in die er eingedrungen ist.

Obwohl die verschiedenen Teile eines Schwarmes zu verschiedenen Zeiten in die Zellen eindringen und daher in der Verdauung verschieden weit vorgeschritten sind, erfolgt die Cystenbildung in einem Pseudoplasmodium immer gleichzeitig. Es warten die älteren Teile pünktlich auf die jüngeren. Das ganze Pseudoplasmodium verhält sich wie ein Organismus, bei dem alle Vorgänge in gesetzmäßiger Weise miteinander koordiniert sind.

Je größer das Pseudoplasmodium, desto größer ist die Zahl der gebildeten Cysten; die Größe der Cysten scheint das Gegebene zu sein; je nach der Menge des zur Verfügung stehenden Stäbchenmaterials wechselt die Anzahl. Fig. H stellt einige Cystenhäufchen von größeren Pseudoplasmodien dar; Fig. J zeigt einen extremen Fall. Kriecht das ganze Pseudoplasmodium in den *Cladophora*-Faden hinein, und bleiben die Längswände erhalten, so liegen die Cysten hintereinander (Fig. H a). In anderen Fällen ergeben sich unregelmäßige Anordnungen (Fig. H d—f). Manchmal werden die Cysten außerhalb der *Cladophora*-Faden gebildet (Fig. H b); in diesen Fällen dringt das Pseudoplasmodium nur zu einem kleinen Teil in die Zellen hinein und saugt den Inhalt aus, ähnlich wie dies in Fig. F dargestellt ist, wo aber die Cysten teilweise in den Zellen gebildet wurden. Selten sieht man Ansätze zur Bildung von sekundären Cysten: es zerfällt dann der Inhalt, nachdem er bereits eine feste Wand abgeschieden hat, nachträglich in kleine Cysten, wie dies bei einigen anderen *Polyangium*-Arten konstant vorzukommen pflegt. Die Zahl der sekundären Cysten ist immer gering, entweder zwei (Fig. H f, Zelle rechts oben), drei oder vier.

Mit der Bildung der Cysten ist der Entwicklungscyklus abgeschlossen. Wieweit die Cysten ungünstige Bedingungen zu überdauern vermögen, kann ich nicht sagen, da es mir nicht gelang, eine Keimung zu erzielen. Durch diesen Umstand und durch die Unmöglichkeit, die Schwärme zu kultivieren, war ich darauf angewiesen, die von selbst ablaufende Entwicklung zu beobachten. Der Nachteil hiervon ist, daß nur eine relativ geringe Zahl von Fällen in Hängetropfenkulturen studiert werden konnte. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Erscheinungen, die ich im vorigen geschildert habe und gleich genauer besprechen werde, nicht die allgemeine Gültigkeit haben, wie es nach meinen Beobachtungen der Fall zu sein scheint. So ist es nicht unmöglich, daß vegetative Schwärme ausnahmsweise parasitisch werden oder anders aus-

gedrückt, daß nach der Ausbeutung der *Cladophora*-Zellen nicht sofort zur Cystenbildung geschritten wird, sondern sich noch ein bewegliches Stadium einschaltet. Damit will ich die bisherige Schilderung der Verhältnisse nicht aufheben, sondern nur andeuten, daß die hier gegebene Fassung des vegetativen und reproduktiven Stadiums vielleicht zu eng ist. Alle Fälle, die ich in feuchten Kammern auf Deckgläsern verfolgen konnte, liefen genau nach dem Schema, wie ich es für die Entwicklung gegeben habe, ab. Es ist

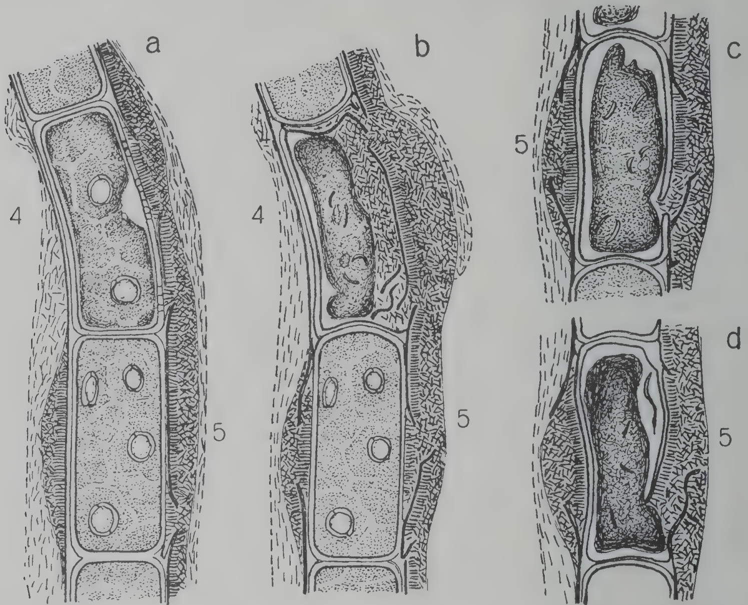


Fig. C. Verschiedene Stadien des Eindringens eines Pseudoplasmodiums von *Polyangium parasiticum* in *Cladophora*-Zellen. Ungefähre Vergr. 550 : 1. (Fortsetzung von Fig. B.)

aber möglich, daß sich die Schwärme unter diesen Bedingungen nicht ganz normal verhielten, da am dritten Tage immer Stillstand der ganzen Entwicklung eintrat. Auf die Cystenbildung wirkt die Deckglaskultur jedenfalls n i c h t fördernd, wie daraus hervorgeht, daß am dritten Tag noch viele vegetative Pseudoplasmodien vorhanden waren, die keine Neigung zur Cystenbildung zeigten, sondern in dem Zustand, in dem sie sich befanden, Bewegung und Wachstum einstellten. Der Grund meiner Meinung, daß die Entwicklung von der dargestellten Weise vielleicht manchmal abweicht, ist der, daß ich hin und wieder Cysten in ziemlicher Entfernung von abgetöteten Fäden fand: in diesen Fällen besteht entweder die Mög-

lichkeit, daß ein vegetatives Pseudoplasmodium zur Cystenbildung geschritten ist oder daß ein reproduktives sich nach der Ausbeutung der Wirtszellen noch fortbewegt hat.

C. Besprechung einiger Einzelprobleme.

Sehr eigentümlich ist die Umstimmung, die aus der vegetativen Phase in die reproduktive führt. Mit der Größe der Pseudoplasmodien hat ihr Eintritt nichts zu tun, denn es treten ganz kleine Plasmodien, die nur eine Cyste bilden, in das reproduktive Stadium, während viel größere, die 20 und mehr Cysten hervorbringen, unbekümmert herumkriechen, obwohl sie sich auf den einladendsten *Cladophora*-Fäden befinden. Daß der *Cladophora*-Faden nicht die Ursache der Umstimmung sein kann, zeigt der krasse Fall, der in den Fig. B--E dargestellt ist. Hier kriecht ein vegetatives Pseudoplasmodium über ein reproduktives, das in die Zellen eines *Cladophora*-Fadens eindringt, hinweg, ohne den Faden irgendwie zu beachten, obwohl es an mehreren Stellen (Zelle 2, Zelle 3 u. 4 links) unmittelbar mit dem Faden in Berührung ist. Während der ganzen Beobachtungsdauer wurden nur die Zellen angegriffen, an die das reproduktive Pseudoplasmodium angrenzte (Zelle 4 u. 5); die Zelle 3, an der rechts das reproduktive, links das vegetative Pseudoplasmodium lag, wurde nur von rechts her angegriffen (Fig. D b, E).

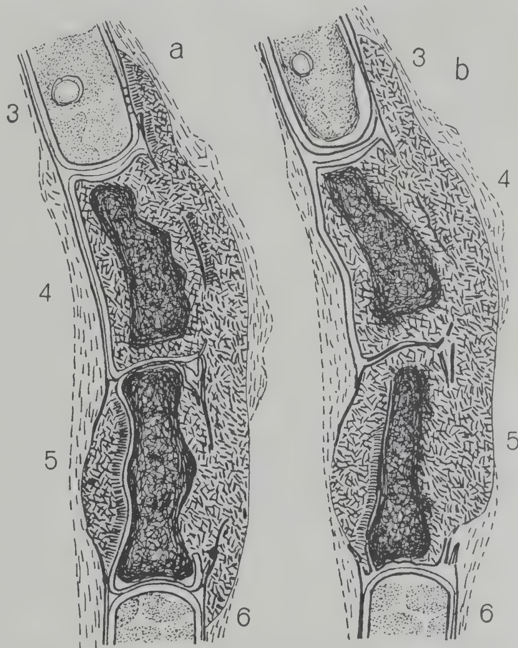


Fig. D Verschiedene Stadien des Eindringens eines Pseudoplasmodiums von *Polyangium parasiticum* in *Cladophora*-Zellen. Ungef. Vergr. 550 : 1. (Fortsetzung von Fig. C.)

Dieselben Figuren können gleichzeitig zur Illustrierung einer weiteren Tatsache, die die Verschiedenheit der beiden Schwärme

zeigt, dienen. Während sonst Pseudoplasmodien derselben Art, wenn sie miteinander in Berührung kommen, sich ohne weiteres vermischen, wie Quehl feststellen konnte (siehe seine fig. 2), vereinigen sich vegetative und reproduktive Schwärme nicht miteinander, verhalten sich also wie verschiedene Arten (siehe Quehl's fig. 1). Das vegetative Pseudoplasmodium kriecht auf dem reproduktiven wie auf irgendeinem beliebigen Substrat. Die beiden Schwärme müssen sich also physikalisch in ganz verschiedenen Zuständen befinden. Dabei ist aber eine festere Außenschicht des reproduktiven Pseudoplasmodiums während der in Fig. B bis E dargestellten Stadien weder durch direkte Beobachtung noch mittels Farbstoffen nachzuweisen. Der Deutlichkeit halber wurde in den Zeichnungen die Grenze zwischen den beiden Schwärmen durch eine dünne Linie markiert, an den Objekten selbst ist aber nichts derartiges zu sehen. Die Pseudoplasmodien sind nur nach der lockeren und parallelen Lagerung der Stäbchen des vegetativen und der dichten, unregelmäßigen des reproduktiven auseinanderzuhalten.

Rätselhaft wie die Ursache der Umstimmung ist die Ursache der Cystenbildung. Im Grund genommen handelt es sich dabei um ein und dasselbe Problem, denn die Umstimmung, die zum Parasitismus des Schwarmes führt, ist immer (wenigstens in allen von mir genau beobachteten Fällen) die Einleitung der Cystenbildung; ohne Umstimmung kein Eindringen in lebende Zellen und ohne dieses keine Cystenbildung. Der Austrocknungsfaktor, der bei den Luftformen die Cystenbildung auslöst, fällt bei *Polyangium parasiticum* von vornherein weg. Daß die Austrocknung auch bei anderen Formen nicht unbedingt nötig ist, wurde oben erwähnt. Baur stellte bei *Myxococcus ruber* als einen die Sporulation auslösenden Reiz die Berührung der vegetativen Schwärme mit anderen Bakterienkolonien fest; bei manchen Myxokokken, wie *Myxococcus coralloides*, hat dieser Reiz nach Baur sogar viel größere Bedeutung als die Austrocknung. Ich habe deshalb besonders darauf geachtet, ob bei *Polyangium parasiticum* solche Beziehungen bestehen; es ist aber ganz sicher, daß sie nicht vorhanden sind.

Interessant ist die Tatsache, daß *Polyangium parasiticum* nur auf einer *Cladophora*-Art vorkommt. In der Rohkultur war eine große Zahl verschiedener Algen vorhanden, die aber alle verschmäht wurden. Auffällig ist, daß auch die vegetativen Schwärme ausschließlich auf *Cladophora*-Fäden kriechen.

Was die Aufnahme der festen Nahrung aus den getöteten Zellen anlangt, so stellt sie sich sehr einfach dar. Es findet eine Auf-

lösung aller Zellbestandteile statt: Plasma, Kerne, Chromatophoren, Pyrenoide und Stärke werden in gleicher Weise angegriffen. Nur gegenüber den Membranen verhalten sich die Pseudoplasmodien etwas zurückhaltender: oft werden sie nur soweit aufgelöst, als zur Schaffung einer Eintrittsstelle notwendig ist; bei größeren Schwärmen werden aber auch sie manchmal vollständig aufgelöst. Irgendein Rückstand nach der Verdauung ist nicht zu beobachten; es wird nur meistens nicht der ganze Inhalt einer Zelle aufgenommen, was schon erwähnt wurde. Bei diesen Überbleibseln handelt es sich aber zweifellos nicht um Exkremente. Die Verarbeitung der Nahrungsballen scheinen alle Stäbchen gleichmäßig zu besorgen, was aus der Verteilung der Nahrung im Pseudoplasmodium hervorgeht. Eine Vermehrung der Stäbchen erfolgt während und nach der Nahrungsaufnahme nicht; die Nahrung wird vielmehr zur Wandbildung und zur Erzeugung von Reservestoffen verwendet. Solche Reservestoffe findet man in den reifen Cysten in Gestalt großer, öliger Tropfen.

D. Morphologie.

Morphologisch stimmt *Polyangium parasiticum* ziemlich gut mit anderen *Polyangium*-Arten überein. Die vegetativen Pseudoplasmodien sind fast immer in Stränge aufgelöst, wie das aus Fig. A zu ersehen ist. In den Strängen liegen die Stäbchen parallel. An Hindernissen erfolgt ein Anstauen der Bakterienmasse. Die Stränge liegen, wenn der Schwarm in einem leeren Faden kriecht, nie in einer Ebene, sondern sind im Zelllumen unregelmäßig nach allen Richtungen ausgespannt, was sich zeichnerisch schwer darstellen läßt. Kriechen die vegetativen Schwärme auf der Oberfläche von Fäden, so winden sich die Stränge häufig um den Faden herum, anastomosieren vielfach, bilden stellenweise auch zusammenhängendere Massen. Ein vegetatives Pseudoplasmodium im optischen Durchschnitt zeigt Fig. B. An einer Stelle (zwischen Zelle 3 u. 4 links) sieht man den von parallel liegenden Stäbchen gebildeten Strang plötzlich durch eine unregelmäßige Gruppe von Stäbchen unterbrochen. An der Peripherie stehen die Stäbchen aus dem gemeinsamen Schleim heraus. Solche strahlige, lockere Gruppen, die besonders dadurch charakteristisch sind, daß sie durch die peripheren wegstehenden Stäbchen ein stacheliges Aussehen bekommen, findet man häufig, auch noch am Anfang des reproduktiven Stadiums (Fig. F a). Nach einiger Zeit glättet sich die Stelle wieder (Fig. C a u. b).

Womit diese Eigentümlichkeit in Zusammenhang steht, ist mir unbekannt.

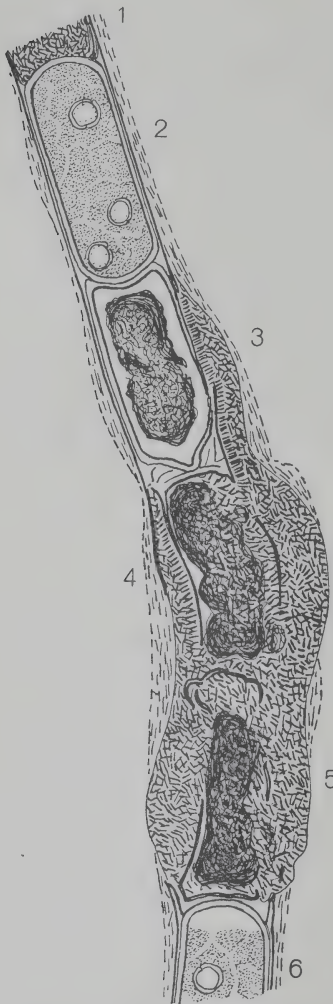


Fig. E. Späte Stadien des Eindringens eines Pseudoplasmodiums von *Polyangium parasiticum* in *Cladophora*-Zellen. Ungefähre Vergr. 550:1. (Fortsetzung von Fig. D.)

Im reproduktiven Stadium geht die Gliederung des Pseudoplasmodiums in Stränge verloren und es entsteht eine ziemlich einheitliche Schleimmasse mit unregelmäßigen, dichtliegenden Stäbchen. Eigentümlich ist das Verhalten der Stäbchen beim Eindringen in die Zellen von *Cladophora*. Im beweglichen vegetativen Schwarm sind sie zunächst parallel der Oberfläche des Fadens gelagert. Mit dem Stillstand der Bewegung ist eine Drehung um 90° der dem Faden zunächst liegenden Stäbchen verbunden, so daß diese senkrecht auf die Zellwand und untereinander parallel zu stehen kommen; die weiter abliegenden Stäbchen nehmen an dieser Orientierung jedoch nicht teil (Fig. B u. C). Die parallele Anordnung ist sehr regelmäßig, weit regelmäßiger als es in den Figuren dargestellt ist. Beim Eindringen in die Zelle werden die äußeren Schichten der *Cladophora*-Membran aufgeblättert, die innersten aber werden häufig perforiert und siebartig durchlöchert (Fig. C a, Zelle 4; Fig. D, Zelle 3). Ob die feinen Querstreifen, die dabei in der Membran sichtbar werden, feine Kanäle sind, die durch Auflösung durch einzelne Stäbchen gebildet werden, oder ob die Stäbchen sich durch die Membran durchbohren, konnte ich nicht entscheiden. Die Membran wird dann immer dünner, während die Löcher immer größer werden, und zerfällt schließlich in einzelne Stücke. Die senkrechte Orientierung der Stäbchen ist zweifellos die Bedingung für das Angreifen der Membran, das Angreifen ist aber

nicht die notwendige Folge der Orientierung. Nicht selten kann man beobachten, daß die Stäbchen ihre Orientierung wieder verlieren, ohne daß die betreffende Zelle irgendeinen Schaden erlitten hätte; dies war z. B. der Fall bei Zelle 6 in Fig. B bis E. Es tritt dies meist dann ein, wenn ein Teil eines Pseudoplasmodiums nur eine kleine Stelle einer Zelle bedeckt, während ein größerer Teil in eine Nachbarzelle hineinkriecht. Die Stäbchen in der kleineren Partie geben dann ihre Lagerung auf und entschließen

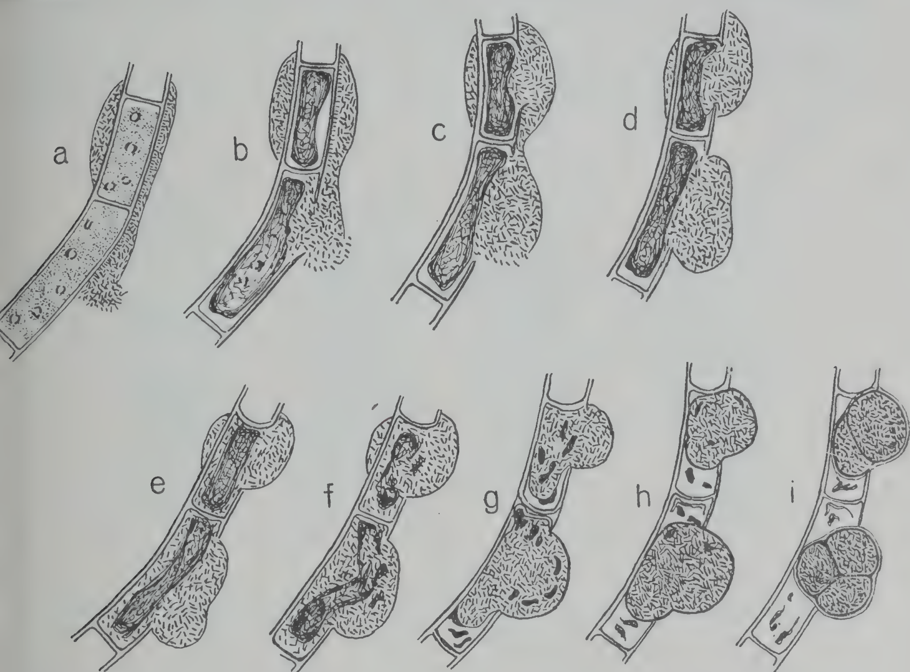


Fig. F. Cystenbildung von *Polyangium parasiticum* in *Cladophora*. Ungefähre Vergr. 270 : 1.

sich nebenan mitzukriechen, so als ob es ihnen nicht dafür stehen würde, auf eigene Faust einen Versuch zu machen, da sie nebenan ohnehin mitkommen können. Dieses Verhalten zeigt wieder besonders gut, wie sich das ganze Pseudoplasmodium als Gesamtorganismus benimmt.

Über die Cysten wurde das wichtigste bereits mitgeteilt. Hier sei noch erwähnt, daß oft unvollkommene Durchschnürungen vorkommen (Fig. H f unten links; Fig. J unten). Eingebettet sind die Cysten in farblosen, festen Schleim (Fig. H b bis d, der Schleim fein punktiert gezeichnet), der keine Bakterien enthält, ganz so, wie

dies von anderen *Polyangiun*-Arten bekannt ist. Die Wand der reifen Cyste erscheint doppelt konturiert und ist rotbraun gefärbt. Im Innern findet man die schon erwähnten öligen Tropfen und die Stäbchen; ihre Lagerung ist in der reifen Cyste unregelmäßig; in unreifen Cysten findet man häufig eine periphere Schicht von senkrecht auf der Innenseite der Wand stehenden Stäbchen; das Bild ist genau das gleiche wie bei den Angriffen der reproduktiven Schwärme auf die *Cladophora*-Membran. Daß es sich dabei um keinen Angriff auf die eigene Wand handeln kann, ist klar. Es scheint diese Orientierung eine ganz allgemeine Reaktion auf Berührungen der Stäbchen darzustellen, die, wenn sie mit keiner Ausscheidung von membranlösenden Stoffen in Verbindung steht, keine besondere

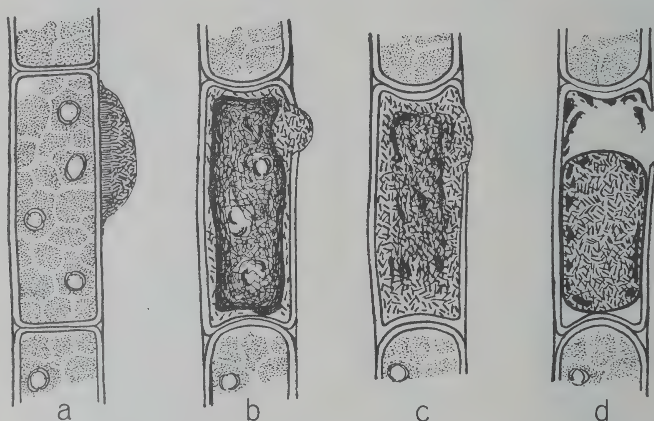


Fig. G.
Cystenbildung eines kleinen Pseudoplasmodiums von *Polyangium parasiticum* in einer *Cladophora*-Zelle. Ungefähre Vergr. 550 : 1.

Bedeutung hat. Die Größe der Stäbchen in der Cyste ist von der der vegetativen Stäbchen nur sehr wenig verschieden: es erfolgt nur eine sehr kleine Verkürzung, die $^1/_4$ der Zellänge nicht übersteigt. Die Dickenzunahme, die wohl vorhanden ist, ist so gering, daß sie sich der Beobachtung entzieht.

Die Stäbchen zeigen während des ganzen Lebens die bei den Myxobacteriaceen übliche Form und Größe. Sie sind lang cylindrisch, gerade, an den Enden abgerundet, 0,5—0,7 μ breit und 4—7 μ lang; selten sind sie kürzer (3 μ). Sie vermehren sich ausschließlich durch Teilung senkrecht zur Längsachse. Im Innern sieht man schon im Leben an den Polen je einen runden, stark lichtbrechenden Tropfen (Fig. K g). Diese polaren Tropfen bleiben während des ganzen

Lebens erhalten. Bei Lebendfärbung mit Methylenblau färben sie sich dunkelblau, gleichzeitig treten in der Mitte der Zelle unregelmäßig gestaltete Körnchen in verschiedener Zahl (meist 3—4) hervor (Fig. Kf unten). Differenziert man mit verdünnter KOH, so entfärben sich die polaren Körperchen, während die zentralen Körnchen gefärbt bleiben (Fig. Kf oben). Mittels der beiden Methylenblaufärbungen läßt sich der Protoplast der Cyanophyceen immer leicht erkennen. Daß *Polyangium parasiticum* von diesen cytologisch ganz verschieden ist, läßt sich mit Sicherheit sagen.

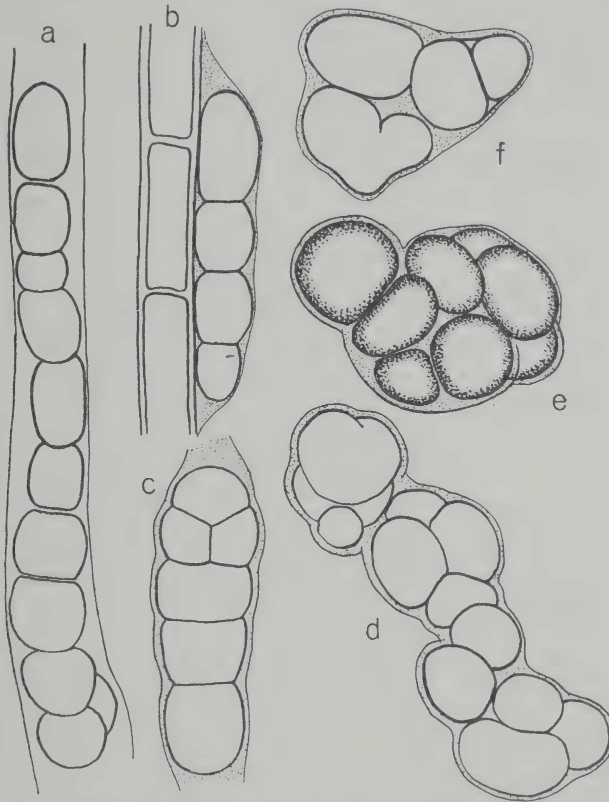


Fig. H. Cysten von *Polyangium parasiticum*. Ungefähre Vergr. 420 : 1.

Jedes einzelne Stäbchen ist von einer dünnen Schleimhülle umgeben, die man bei Zusatz von Tusche leicht sehen kann (Fig. Kg). Im Schwarm sind die Grenzen der einzelnen Schleimhöfe optisch nicht zu unterscheiden (Fig. Kh).

Die Stäbchen zeigen die den Myxobakterien eigentümlichen Kriechbewegungen, doch ist die Bewegung außerordentlich langsam.

Fig. K a_1—e_1 und a_2—e_2 zeigen zwei Beobachtungen von Stäbchen aus vegetativen Pseudoplasmodien. In Fig. a_1 sieht man ein ruhendes (das untere) Stäbchen, an dem ein zweites vorbeikriecht. Zur Durchmessung der Körperlänge ($= 5\ \mu$) waren mehr als 20 Min. nötig; für 1 μ brauchte das Stäbchen demnach mehr als 4 Min. Die Stäbchen bewegen sich durchaus nicht ununterbrochen: sie liegen eine Zeitlang ruhig, kriechen dann eine Strecke weit und kommen wieder zur Ruhe. Ruhe und Bewegung fallen bei benachbarten Stäbchen nicht zusammen, sondern wechseln in scheinbar regelloser Weise miteinander ab. In Fig. K a_2 sieht man 6 Stäbchen nebeneinander liegen. Als erstes begann das Stäbchen 5 zu kriechen (Fig. b_2); in Fig. c_2 bewegt sich Stäbchen 3, in Fig. d_2 hat Stäbchen 3 Stäbchen 5 überholt, in Fig. e_2 sind beide gleichschnell gekrochen. Von a_2—e_2 verstrichen 70 Min. Die schnellste Bewegung, die ich beobachten konnte, betrug 1 μ in 2 Min.

E. Kulturversuche.

Um nicht allein auf die Beobachtung der Entwicklung in der Rohkultur und in den aus ihr beschickten Hängetropfenkulturen angewiesen zu sein, versuchte ich, die Pseudoplasmodien auf Agar zu ziehen. Als Nährstoffe dienten Pferdemistwasser, Bouillon, gewöhnliche BENECKE-Lösung und ein Dekokt von *Cladophora*-Fäden. Der Agar wurde mit der *Cladophora* samt den auf ihr befindlichen Pseudoplasmodien geimpft, ein Teil wurde im Thermostaten bei 34° C, der andere bei Zimmertemperatur im diffusen Tageslicht aufgestellt. In allen diesen Fällen erfolgte nach kurzer Zeit eine so starke Entwicklung fremder Bakterien, daß das *Polyangium* abstarb. Da eine Isolierung der Schwärme wegen ihrer geringen Größe nicht möglich war, versuchte ich, durch Aussaat der Cysten junge Pseudoplasmodien zu erhalten. Dabei stellte es sich heraus, daß die Cysten überhaupt nicht keimten. Da möglicherweise das Alter der Cysten eine Rolle für die Keimungsfähigkeit spielte, verwendete ich ganz junge bis 2 Monate alte Cysten. Die alten Cysten waren teils in der Rohkultur liegen gelassen worden, teils waren sie in einer feuchten Kammer, teils lufttrocken aufbewahrt worden. Die ältesten Cysten aus der Rohkultur zeigten nach 2 Monaten teilweise Schädigungen wie Kontraktion des Inhaltes und Faltung der Membran; die anderen schon viel früher. Es ist daher nicht anzunehmen, daß die Cysten eine besonders lange Ruhezeit für die Keimung nötig haben.

Mit diesen drei Gruppen der auf verschiedene Weise aufbe-

wahrten und ungleich alten Cysten wurden folgende Versuche angestellt.

Ein Teil kam in Mistwasser-, ein zweiter in Benecke Nährlösung, ein dritter in Bouillon, ein vierter in *Cladophora*-Dekokt; jede Kultur wurde mehrfach angelegt und verschieden aufgestellt; eine Reihe wurde im Dunkeln aufbewahrt, eine andere im Licht, die dritte im Thermostaten. Außerdem wurden noch Parallelversuche mit Beigabe von frischen *Cladophora*-Fäden angestellt und auch alle Versuche auf Agarplatten wiederholt. In allen Fällen war das Ergebnis negativ: es konnte keine einzige Keimung beobachtet werden.

F. Schilderung einiger in Hängetropfenkulturen beobachteten Einzelfälle.

Fig. B ($3^{30\,h}$ p. m.) zeigt ein Stück eines *Cladophora*-Fadens mit mehreren Pseudoplasmodien. Zelle 1 und 7 sind abgestorben und mit Stäbchen ganz erfüllt. Die Zellen 2—6 sind lebend; im Innern sieht man mehrere scheibenförmige Chromatophoren,[1] die zum Teil Pyrenoide mit einer zweiteiligen Stärkehülle führen. Auf der Oberfläche des Fadens kriechen zwei Schwärme: ein reproduktiver, an der dichten Lagerung der Stäbchen und der auf die *Cladophora* senkrecht stehenden Bakterienzellen kenntlich, und ein vegetativer, dessen Stäbchen lockerer liegen.[2]) Der reproduktive Schwarm liegt rechts an den Zellen 4 und 5 und bedeckt die Zellen 3 und 6 nur mit einem kleinen Stück; links grenzt er an die Zelle 5 und 6. Der vegetative Schwarm kriecht über den reproduktiven Weg und berührt nur an den von diesem freigelassenen Stellen den Faden; bei Zelle 6 und 7 ist ein einzelner Strang sichtbar.

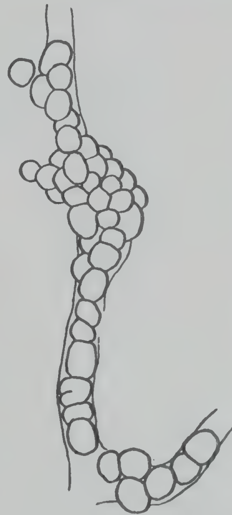


Fig. J.
Cysten eines großen Pseudoplasmodiums von *Polyangium parasiticum*. Ungefähre Vergr. 160 : 1.

Fig. Ca zeigt die Zellen 4 und 5 desselben Fadens um $4^{30\,h}$ p. m. An der Zelle 5 werden rechts eben die äußeren Membranschichten

---

[1]) Die Darstellnng der Chromatophoren ist etwas schematisch.

[2]) Die beiden Schwärme sind im optischen Durchschnitt gezeichnet; in Wirklichkeit hängen die rechts und links vom Faden gezeichneten Teile miteinander zusammen.

angegriffen; der Protoplast ist noch intakt. Bei Zelle 4 beginnt die Perforation der inneren Membranschichten; der Protoplast hat mit einer Kontraktion reagiert; an der am stärksten angegriffenen Stelle ist der Protoplast eingedrückt.

Um $5^{30\,h}$ p. m. (Fig. C b) ist die Zerstörung der Zelle 4 schon weit vorgeschritten: die rechte Hälfte der Membran ist in einzelne Teile zerfallen, die Bakterienmasse ist eingedrungen, die Pyrenoide sind schwer sichtbar geworden, die Stärkeschalen kleiner und verschoben; die Chromatophoren sind unkenntlich geworden und der Protoplast ist gelb gefärbt. Es ist deutlich erkennbar, daß die Zelle nur von rechts her durch das reproduktive Plasmodium angegriffen wird, während das auf der linken Seite befindliche vegetative

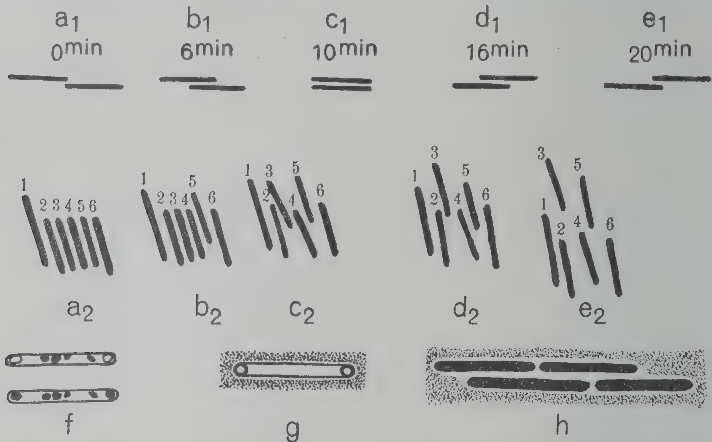


Fig. K.
Einzelne Bakterienzellen aus Pseudoplasmodien von *Polyangium parasiticum.* Fig. a—e 1100:1, Fig. f—h 2100:1.

Plasmodium dabei ganz unbeteiligt ist. An der Zerstörung der Zelle 5 nimmt nun der im Bilde links sichtbare Teil des Pseudoplasmodiums teil. Die inneren Membranschichten sind an der rechten Seite bereits sehr dünn geworden; der Protoplast ist noch vollkommen lebendig. Das vegetative Pseudoplasmodium hat einige Gestaltveränderungen erlitten.

Um $6^{00\,h}$ p. m. (Fig. C c) ist auch der Protoplast der Zelle 5 abgestorben. Die Membran klafft an einer Stelle (rechts). — 10 Min. später (Fig. C d) ist die Öffnung bereits bedeutend größer, die Membran rechts dünner; links drückt das Pseudoplasmodium die Innenschichten der Wand nach innen; die äußeren Schichten bleiben zurückgeschlagen und sind teilweise noch erhalten.

Fig. Da ($6^{30\,h}$ p. m.) zeigt das weitere Vordringen der Stäbchen in das Innere der Zelle 5; die Membranteile der rechten Seite sind fast vollständig zersetzt, an der linken Seite sind die inneren Schichten noch gut erhalten, aber dünner geworden. In Zelle 4 ist inzwischen der Schwarm ganz in die Zelle eingedrungen und umgibt den Protoplasten von allen Seiten. Nun wird auch Zelle 3 von rechts her angegriffen: die äußeren Membranschichten sind abgehoben, die inneren perforiert. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen hat sich das reproduktive Pseudoplasmodium, das in Fig. B die Zelle 6 teilweise bedeckt hat, gegen die Zelle 5 zurückgezogen; in Fig. Da ist nur noch rechts unten ein ganz kleiner Teil, der auf der Zelle 6 liegt, zu sehen.

Um $7^{30\,h}$ p. m. (Fig. Db) hat sich der Protoplast der Zelle 3 kontrahiert. Die Protoplasten der Zellen 4 und 5 sind kleiner geworden, die Membranen fast ganz verschwunden; nur die linke Wand der Zelle 4, an die außen das vegetative Pseudoplasmodium angrenzte, ist erhalten geblieben, wird aber im folgenden von innen her durch das reproduktive Pseudoplasmodium zerstört (Fig. E).

Fig. E (nächster Tag, 8^{h} a. m.) zeigt den Protoplasten der Zelle 4 fast ganz von Bakterien durchsetzt, die Querwand zwischen Zelle 4 und 5 ist teilweise aufgelöst worden, die Zersetzung von Zelle 3 ist weiter vorgeschritten. Zelle 2 und 6, die nur vom vegetativen Pseudoplasmodium überzogen sind, sind gänzlich intakt geblieben.

Fig. F veranschaulicht die Entwicklung vom Pseudoplasmodium bis zur Cystenbildung an einem anderen Objekt. In Fig. a ($3^{00\,h}$ p. m.) sind die zwei Zellen des abgebildeten Fadens noch lebend. Um $4^{20\,h}$ p. m. (Fig. b) dringen die Bakterien bereits in die untere Zelle ein, während die obere erst plasmolysiert ist; um 6^{h} p. m. (Fig. c) ist auch sie geöffnet; um 7^{h} p. m. (Fig. d) sind die Bakterien weiter vorgedrungen. Um $8^{00\,h}$ p. m. (Fig. e) sind die Protoplasten beider Zellen umflossen und um 9^{h} p. m. (Fig. f) beginnt die Zersetzung der Protoplasten; die Bakterien haben die ganze Zelle erfüllt und zerkleinern die Nahrung. Am nächsten Tag um $12^{30\,h}$ a. m. (Fig. g) hat bereits eine Kontraktion stattgefunden, die Nahrungsteilchen sind in der unteren Zelle an die Peripherie gewandert; ein paar Ballen sind in der Zelle zurückgelassen worden. Die Querwand ist gespalten. Um 2^{h} p. m. (Fig. h) ist die Kontraktion weiter vorgeschritten, die Nahrungsteilchen sind fast vollständig verdaut. Am nächsten Tag um 9^{h} a. m. (Fig. i) war die Cystenbildung beendet.

Fig. G zeigt die Cystenbildung eines ganz kleinen Plasmodiums: in Fig. a die gesunde Zelle, das Plasmodium mit der typischen Orientierung der Stäbchen; Fig. b (3 Stunden später) das eindringende Pseudoplasmodium; in Fig. c (2 Stunden später) die Durchsetzung des Protoplasten; Fig. d (12 Stunden später) die junge Cyste, in deren Innern noch die peripheren Nahrungsballen sichtbar sind. Im oberen Teil der Zelle liegen nicht aufgenommene Teile des Protoplasten. Die Membran wurde in diesem Fall mit Ausnahme der Eintrittsstelle fast gar nicht angegriffen. Die angrenzenden lebenden Zellen wölben sich durch ihren Turgordruck gegen die getötete Zelle vor.

Diagnose.

Cysten selten einzeln, meist zu 2—8 zu mikroskopisch kleinen, unregelmäßigen Häufchen vereinigt, rundlich oder länglich, gegeneinander abgeplattet, 15—50, meist 25—40 μ groß, mittels hyalinem Schleim dem Substrat angeheftet, in reifem Zustand rotbraun, mit derber Wand. Sekundärcystenbildung selten. Pseudoplasmodien klein; Stäbchen länglich cylindrisch, an den Enden abgerundet, 0,5 bis 0,7 μ breit, (3—)4—7 μ lang. — Anfangs saprophytisch, später parasitisch auf *Cladophora* (*fracta?*) in einem Tümpel bei Wien.

Botanisches Institut der Universität Wien,
im April 1924.

Wichtigste Literatur.

Baur, E.: Myxobakterienstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 5, 1904.

Kofler, L.: Die Myxobakterien der Umgebung von Wien. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. 122, 1913.

Quehl, A.: Untersuchungen über die Myxobakterien. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 16, 1906.

Thaxter, R.: On the Myxobacteriaceae, a new order of Schizomycetes. Bot. Gaz. 1892.

—: Further Observations on the Myxobacteriaceae. Bot. Gaz. 1897.

—: Notes on the Myxobacteriaceae. Bot. Gaz. 1904.

Vahle, C.: Vergleichende Untersuchungen über die Myxobacteriaceen und Bacteriaceen. Zentralbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. 25, 1910.

Kleinere Mitteilungen.

Neue oder wenig bekannte Protisten. XIV.

Neue und wenig bekannte Cyanophyceae (Blaualgen) I. Chroococcaceae, Chamaesiphonaceae.

Zusammengestellt und besprochen von
Lothar Geitler (Wien).

(Hierzu 19 Textfiguren.)

In der folgenden Zusammenstellung wurden alle seit 1914 beschriebenen Cyanophyceen — soweit mir die Diagnosen zugänglich waren — aufgenommen. Überblickt man die neuen Formen, so zeigt sich, daß das Bild, das wir von den Cyanophyceen besitzen, im großen und ganzen nicht verändert wird. Nur in der Gruppe der *Chamaesiphoneae* und in der Familie der *Stigonemataceae* sind einige Arten und Gattungen beschrieben worden, die neue morphologische Typen repräsentieren. Es sind dies vor allem die Formen, die Setchell und Gardner aus dem pazifischen Ozean beschrieben haben, und die von Borzi aufgestellten neuen Gattungen.

Gerade die *Chamaesiphoneae* und die *Stigonemataceae* rücken immer mehr in den Mittelpunkt des Interesses: sie sind durch Sporenbildung und echte, zum Teil komplizierte Verzweigung charakterisiert und besitzen eine weit größere Formenmannigfaltigkeit, als man bisher geglaubt hat. Diese beiden Gruppen sind deshalb wichtig, weil sie Formen umfassen, die es zu analogen Differenzierungen gebracht haben wie andere Algengruppen. Es lassen sich fast alle Typen des Thallusaufbaues, wie sie etwa bei den Chlorophyceen

realisiert sind, feststellen. Die *Chamaesiphoneae* haben es zu echten Fortpflanzungsorganen gebracht (Endo- und Exosporen) und es ist interessant, daß sich in Einzelheiten den Verhältnissen bei anderen Algengruppen ganz analoge Differenzierungen herausgebildet haben. So findet man Formen mit succedaner Bildung der Endosporen (was bei den *Chamaesiphoneae* der gewöhnliche Fall ist), daneben aber auch solche mit simultaner Entstehung der Endosporen. Aus alledem ist deutlich zu sehen, daß die Cyanophyceen bei weitem nicht so primitive Organismen sind, wie meistens angenommen wird. Es sei erwähnt, daß sich auch Reduktionsreihen feststellen lassen und die Entwicklung sicherlich auf sehr komplizierten Wegen vor sich gegangen ist. Es sind der Mannigfaltigkeit innerhalb der Cyanophyceen nur gewisse Grenzen gesteckt, die durch den eigenartigen und relativ ursprünglichen Zellbau (Kernlosigkeit, Fehlen von Geißeln) gegeben sind. Mit diesen beschränkten Mitteln aber erreichen die Cyanophyceen ganz ähnliche Differenzierungen wie höher organisierte Algengruppen. Die Systematik muß diesen Verhältnissen natürlich Rechnung tragen. Ich folge hier aus praktischen Gründen der üblichen Einteilung in drei Gruppen mit den üblichen Familien, werde aber in Kürze in einer zusammenfassenden Darstellung auf dieses Thema zurückkommen.

Chroococceae.

Rhabdoderma Gorskii Wołoszyńska.

Bull. Acad. Cracovie 1917, fig. 34, 35.

Zellen stäbchenförmig, schwach gekrümmt, 10—13 μ lang, 1,5 bis 2 μ breit, blaugrün, nie zu Fäden vereinigt. — Planktonisch im Śwteź-See, Litauen.

Die Art stimmt mit dem bekannten *Rhabdoderma lineare* in der Lebensweise überein und zeigt auch morphologisch große Ähnlichkeiten. Sie unterscheidet sich von ihm durch die längeren Zellen und das Fehlen von fadenförmigen Aggregaten der Einzelzellen.

Synechococcus endobioticus Elenk. et Hollerbach.

De duabus Schizophyceis in muco Coelosphaerii Naegeliani Mig. endobioticis notula. Not. system. Inst. Crypt. Horti Bot. Petropol. 1923.

Cellulis minutis, 1,8—2,9 μ vulgo 2,3 μ diam., contentu pallidissime aerugineo, membranis subtilissimis, interdum diffluentibus

et tunc a muco cavitatis gelineae Coelosphaerii Naegeliani, ubi haec forma vivit, non distinctis. — In den Kolonien von *Coelosphaerium Naegelianum.*

Aphanocapsa Koordersi Stroem.

Algological Notes V—IX. Nyt Magazin for naturw. 1923, fig. 1.

Kolonien kugelig, hellgrün bis blaugrün, 2—3 mm groß; Zellen zerstreut oder bis zu vieren beisammen, kugelig, 2,2—2,8 μ groß. — Im Plankton eines javanischen Sees. (Fig. A.)

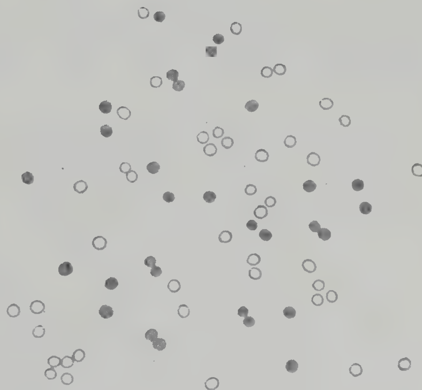


Fig. A.
Aphanocapsa Koordersi. 600 : 1.
(Nach Stroem.)

Aphanocapsa endophytica G. M. Smith.

Phytoplankton of the Inland Lakes of Wisconsin. Wisconsin Geol. and Nat. History Survey, Taf. II, fig. 10.

Kolonien endophytisch in *Microcystis,* Hüllen mit den Hüllen der Wirtspflanze zusammenfließend. Zellen gleichmäßig zerstreut oder in kleinen Gruppen beisammen, grau bis lebhaft blaugrün. — Planktonisch in nordamerikanischen Seen.

Aphanocapsa elachista W. et G. S. West var. *planctonica* G. M. Smith.

Phytoplankton of the Inland Lakes of Wisconsin. Wiscons. Geol. and Nat. History Survey 1920, Taf. III, fig. 3.

Zellen kugelig, voneinander entfernt, 2—3 μ groß, blaßgrau; Gallerthülle hyalin. — Planktonisch in den Seen von Wisconsin.

Gloeothece linearis Naeg. var. *composita* G. M. Smith.

Phytoplankton of the Inland Lakes of Wisconsin. Wiscons. Geol. and Nat. History Survey, Taf. VI fig. 6.

Zellen zu 2—8 in festen, homogenen Hüllen, die mit den Kolonialhüllen nicht zusammenfließen; Zellen ohne Hülle 3—3,5 μ breit, 4—8 μ lang, mit Hülle 10—12 μ breit, 20—35 μ lang. — Tychoplanktonisch in den Seen von Wisconsin, Nordamerika. (Fig. B.)

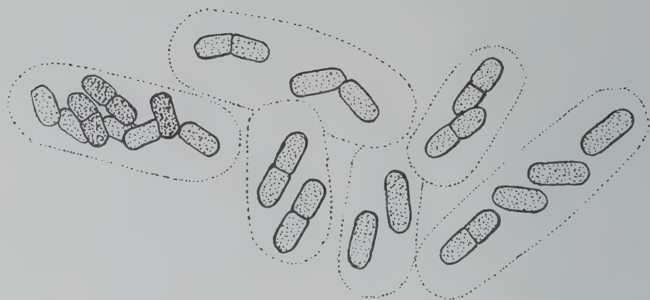


Fig. B. *Gloeothece linearis* NAEG. var. *composita*. 1000:1. (Nach SMITH.)



Fig. C. *Aphanothece clathrata* W. et G. S. WEST var. *brevis*.
a Kolonie, b Einzelzellen. (Nach BACHMANN).

Gloeothece vibrio N. CARTER.

A systematic Account of the plants collected in New Caledonia and the Isles of Pines by Mr. R. H. COMPTON in 1914, p. III. Cryptogames, Freshwater algae, pl. 4. Journal Linn. Society 1922.

Cellulis minimis, cylindraceis, curvulis, diam. 2—5-plo longioribus, singulis vel binis vel interdum ad 32 in familias ovales consociatis, contentu pallide coeruleo, tegumento hyalino homogeneo. Long. cell. 2—5 μ; crass. cell. 1—1,5 μ; long. fam. 10—26 μ; crass. fam. 6—16 μ. — Mit anderen Schizophyceen vermischt; Canala und River Dumbéa.

Unterscheidet sich von *G. violacea* RABH. durch den größeren Durchmesser der Zellen und durch die größeren Kolonien mit ungeschichteter Schleimhülle.

Aphanothece clathrata W. et G. S. West var. *brevis* Bachmann.

Charakterisierung der Planktonvegetation des Vierwaldstättersees. Verh. naturf. Ges. Basel (Festband) 1923, Taf. III fig. 1 u. 2.

Thallo minuto, irregulari, libere natante, irregulariter clathrato; cellulis minutissimis, haud coloratis, breviter bacilliformibus, rectis, confertissimis, diam. 0,8 μ, long. 1 μ. Diam. thall. 200 μ. — Planktonisch im Vierwaldstättersee. (Fig. C.)

Aphanothece pulverulenta Bachmann.

Beiträge zur Algenflora des Süßwassers von Westgrönland. Mitteil. d. naturf. Ges. Luzern 1921, fig. 1i, k.

Zellen länglich, 1,5 μ breit, 2,2 μ lang, mit Pseudovakuolen, zu wolkenartigen Kolonien in dichter Anordnung verbunden, mit gemeinsamer Gallerthülle. — In Teichen und Tümpeln Grönlands.

Aphanothece protohydrae Hayrèn.

Appendix zu: A. Luther: Über das Vorkommen von *Protohydra Leuckarti* Gruss. bei Tvärminne. Acta Soc. pro Flora et Fauna Fennica 1923.

Thallus amorphus non perforatus, irregulariter dilatatus, mucus incoloratus, cellulae dense aggregatae coeruleae, 0,8—1,7 μ (saepius 1,2—1,5 μ) latae et 2—3 μ longae. — Auf *Protohydra Leuckarti* an der Küste des finnischen Meerbusens.

Aphanothece salina Elenkin et Danilow.

Notes critiques sur quelques algues nouvelles ou rares, recoltées dans la Russie. Fig. 1. Bull. Jard. Bot. Imp. Pierre le Grand 1915.

Strato gelatinoso-oblongo, extenso, magno, 6—9 cm long., aeruginoso vel fusco-olivaceo; cellulis subglobosis, globoso-ovalibus, oblongo-ovalibus vel bacillaribus: 3,2—5 μ lat. et 6—15,4 μ long; cellulis ovalibus saepius 4,4 μ lat. et 6,6 μ long.; cellulis bacillaribus saepius 3,2 μ lat. et 14,3 μ long. aut rarius 4 μ lat. et 15,4 μ long. metientibus; diametro $1^1/_2$—4-plo aut rarius 5-plo longioribus; cellulis globoso-ovalibus et bacillaribus omnes transitus inter se praebentibus, in familias dense aggregatis, singulis vel saepius geminatim dispositis (binis), contentu dilute coeruleo-viridi, saepe granuloso. — Salzsee Molla-Kora bei Dzhebel, Turkestan.

Durch die Form der Zellen von allen anderen Arten der Gattung verschieden.

Chroococcus helveticus Naeg. var. *consociato-dispersus* Elenkin.

De Chroococcacearum duabus speciebus e gub. Olonetzkensi. Not. syst. Inst. Crypt. Hort. Bot. Petropol. 1923.

Cellulis sphaericis, 7,6—9,2 μ diam. (sine membrana), 8,6—10,2 μ (cum membrana), 8—32, varius 2—8 in familias consociatis, sed in muco vix visibili, sphaerico vel amorpho 30—100 μ lat., dispersis, spatiis intercellularibus 10—15 μ, membrana tenuissima aegre conspicua, achromatica, 0,5—0,6 μ crassa circumdatis, contentu intense aeruginoso. — In einem See Rußlands.

Chroococcus cumulatus Bachmann.

Beiträge zur Algenflora des Süßwassers von Westgrönland. Mitt. d. naturf. Ges. Luzern 1921, fig. 1 *l*.

Zellen zu Gruppen von 8 und mehr Zellen vereinigt, die in mehreren Ebenen liegen; kleinere Gruppen zu größeren verbunden. Zellen halbkugelig oder kugelig, 5—7 μ groß, mit Pseudovakuolen. — Grönland. (Fig. D b.)

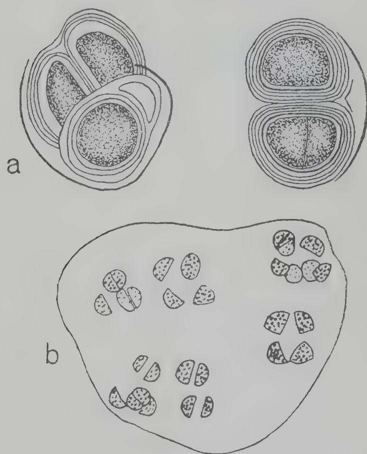


Fig. D.

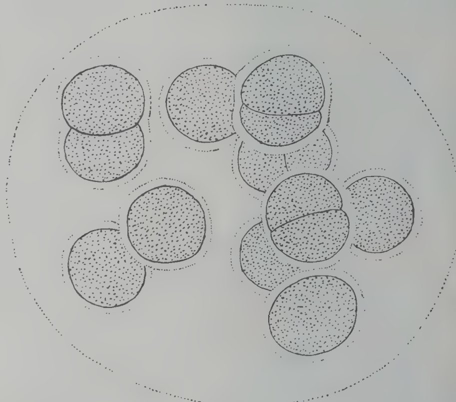


Fig. E.

Fig. D. a *Chroococcus Westii.* 600 : 1. (Nach Boye, P.)
b *Chroococcus cumulatus.* (Nach Bachmann.)

Fig. E. *Chroococcus limneticus* Lemm. var. *elegans.* 550 : 1. (Nach Smith.)

Chroococcus Westii (West) Boye P.

(= *Chr. turgidus* var. *violaceus* W. West inkl. *Chr. turgidus* var. *subviolaceus* Wille).

The freshwater Cyanophyceae of Iceland. in: The Botany of Iceland Vol. II, 1923, fig. 1.

Zellen kugelig oder gegeneinander abgeplattet, zu 1—4 beisammen, ohne Hülle 13—27 μ, mit Hülle 18—32 μ groß: Hülle

dick, deutlich geschichtet, mit Chlorzinkjod gelb gefärbt; Zellinhalt violett. — An Felsen. (Fig. D a.)

Chroococcus minor (Kg.) Näg. f. ***violacea*** Wille.

Algen aus Zentralasien. in: Sven Hedin, Southern Tibet, Stockholm 1922.

Protoplasmate violaceo. — In einer Quelle, Jenhil-Kul, Pamir.

Chroococcus limneticus Lemm. var. ***elegans*** G. M. Smith.

Trans. Wisc. Acad. Sci. 1918.

Zellen mit deutlichen Individualhüllen, blaugrün, in hyalinen, rundlichen Kolonien, ohne Hülle 18—22, mit Hülle 20—26 μ groß. — Im Plankton der Seen von Wisconsin. (Fig. E.)

Chroococcus limneticus Lemm. **var.** ***distans*** G. M. Smith.

New or interesting algae from the lakes of Wisconsin. Bull. Torrey Bot. Club 1916.

Kolonien kugelig oder eiförmig, aus 4—32, selten aus mehr Zellen zusammengesetzt, die von einer mächtigen, hyalinen, ungeschichteten Schleimhülle umgeben sind; Zellen halbkugelig oder kugelig, Inhalt grau- oder hell-blaugrün, Gasvakuolen spärlich. Durchmesser der Zellen 6,5—7 μ, Durchmesser der Kolonien bis 60 μ. — Planktonisch in den Seen von Wisconsin.

Chroococcus dispersus (v. Keissl.) Lemm. var. ***minor*** G. M. Smith.

Phytoplankton of the Inland Lakes of Wisconsin. Wisconsin Geol. and Nat. History Survey 1920, Taf. I fig. 3.

Zellen 1.75—2,5 μ groß, blaßgrau. — Planktonisch in den Seen von Wisconsin.

Placoma violacea Setchell-Gardner.

in: Gardner, New Pac. Coast Alg. III, Pl. 38, 1—3. Univ. Calif. Publ. Bot. 1918.

Thallus mikroskopisch klein, 175—250 μ im Durchmesser, unregelmäßig oder annähernd kugelig, warzig, Hülle schwach violett; Durchmesser der Zellen 3,5—4 μ, in Gruppen zu 2—8, gewöhnlich zu 4, im Innern der Kolonien meist unregelmäßig, gegen die Peripherie zu in radiären Reihen gelagert, in der Jugend eckig, später abgerundet, Spezialhüllen sehr deutlich, an der Oberfläche des Thallus violett, im Innern farblos; Zellinhalt homogen, blaß blaugrün. — Cap Flattery, Washington.

Die Form steht *P. africana* Wille nahe, von der sie sich durch die größeren Zellen und Kolonien und durch die violett gefärbte Hülle unterscheidet. — Die Gattung *Placoma* (die mit Ausnahme von *P. africana* marin ist), zeigt eine große Ähnlichkeit mit *Oncobyrsa*.

Anacystis elabens (BRÉB.) S. und G.

l. c. Pl. 38, 6, 7.

Zellen länglich-elliptisch, 3,5—4 zu 5—6 μ, dicht gedrängt in mehr oder weniger kugeligen oder ellipsoidischen Kolonien; Kolonien 60—80 μ groß, zu traubenförmigen Massen vereinigt, bis 500 μ groß, bleich bläulich oder spangrün. — Bei San Diego, California.

Chlorogloea conferta (KUETZ.) S. und G.

l. c. II, Pl. 36, 6.

Kolonien warzig, von unbestimmter Gestalt und Größe; Zellen eckig, 0,8—1,2 μ im Durchmesser, etwas länger als breit, regellos in mächtiger, hellgelb gefärbter Gallerte liegend; Zellinhalt sehr blaß blaugrün, mit farbloser Mittelpartie; veg. Vermehrung durch Teilungen nach allen Raumrichtnngen. — Zusammen mit *Dermocarpa hemisphaerica* und *D. suffulta* an *Rhodochorton Rothii.* Moss Beach, San Mateo County, California.

Chlorogloea lutea S. und G.

l. c. P. 36, 1.

Kolonien von sehr verschiedener Gestalt und Größe, auf der Oberfläche des Wirtes ausgebreitet, Zellteilungen anfangs nach zwei Raumrichtungen; durch horizontale Teilungen in der dritten Raumrichtung ein bis 100 μ dickes Polster bildend, dessen Zellen anfangs mehr oder weniger in vertikalen Reihen angeordnet sind, schließlich aber durch Teilungen nach anderen Richtungen die radiale Anordnung verlieren; Zellen der äußeren Schichten des Lagers ohne bestimmte Orientierung liegend; bestimmte, durch horizontale Teilungen gebildete Zellen der tieferen Thalluspartien dringen in den Wirt ein und bilden gewundene, verzweigte Fäden, die sich durch Wachstum an der Spitze verlängern; die Zellen dieser Fäden teilen sich bald nach anderen Richtungen als nach der horizontalen

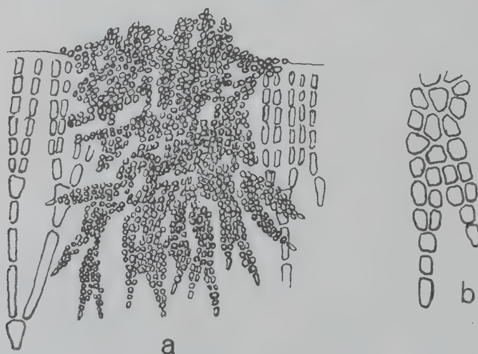


Fig. F. *Chlorogloea lutea.* a 500 : 1, b 2000 : 1. (Nach SETCHELL-GARDNER.)

und bilden eine Masse von Zellen, die sich gegenseitig hindern und schließlich zu einem festen Klumpen im Zentrum der Kolonie zusammenschließen; Zellen 0,9—1,5 μ im Durchmesser, eckig, fast quadratisch; die in den Wirt eindringenden Endzellen bis 4 μ lang; Zellwand hyalin; Zellinhalt blaß gelblichgrün, homogen. — Auf *Iridaea minor*, Carmel Bay, Monterey County, California (Fig. F).

Die Alge zeigt eine Annäherung an Formen wie *Hyella socialis*. Doch fehlen Gonidien, so daß sie die Autoren zu den *Chroococcaceae* stellen zu müssen glauben. Ob ihre Stellung bei den *Chamaesiphoneae* nicht richtiger wäre, ist schwer zu entscheiden. Es gibt ja unter den *Chamaesiphoneae* Formen, bei denen die Sporenbildung verloren gegangen ist. Das Bild der *Chroococcaceae* wird etwas getrübt, wenn man Formen mit Neigung zur Fadenbildung und sogar mit Spitzenwachstum, wie es bei *Chl. lutea* der Fall ist, mit ihnen vereinigt.

Microcystis aeruginosa Ktz. var. ***maior*** (Wittr.) G. M. Smith.

Trans. Wiscons. Acad. Sci. Arts and Lett. 1916.

Ausgewachsene Kolonien länglich, unregelmäßig, kugelig oder durchbrochen. Schleimhülle fester als bei der typischen Form. Zellen 5,5—6,5 μ groß. — Planktonisch in den Seen von Wisconsin.

Microcystis protocystis Crow.

The genus Microcystis in Ceylon. New Phytologist 1923, pl. I fig. d.

Strato libere natante, irregulari, saepe diffuso, tegumento strati non plane delimitato, interdum vel nil vel evanescente. Cellulis numerosissimis, varie aggregatis, modo densissimis plerumque sparsis, sphaericis, 3,5—6,5 μ diam., pseudovacuolibus provectis. — In stehendem Wasser auf Ceylon.

Nähert sich *Aphanocapsa* durch die lose Lagerung der Zellen und die unbestimmte Umgrenzung der Lager; unterscheidet sich von *Microcystis flos aquae* und *Microcystis aeruginosa* durch die unregelmäßigeren Kolonien und die lose liegenden Zellen.

Microcystis elabens (Menegh.) Ktz. var. ***maior*** Bachmann.

Beiträge zur Algenflora des Süßwassers von Westgrönland. Mitteil. d. naturf. Ges. Luzern 1921, fig. 1 g, h.

Zellen schwach olivengrün, länglich, 3 μ breit, 6 μ lang, mit Pseudovakuolen, zu dichten Kolonien durch enganliegende Gallerte verbunden; mehrere Kolonien durch formlose Gallerte zu größeren Kolonien vereinigt. — Grönland.

Microcystis pseudofilamentosa CROW.

l. c. pl. I, fig. e, f.

Strato libere natante, longissimo, angusto, in locis constricto ut series stratorum secundariorum fiat, interdum passim dilato vel perforato vel reticulato tegumento strati subdistincto. Cellulis sphaericis pseudovacuolibus provectis 3—7 μ diam. Strato magnitudine variabilissimo, interdum vicies saepe decies longo quam lato, saepe 200—300 μ longo, 20—30 μ lato; stratis secundariis saepe 20—30 μ longis. — In stehendem Wasser, Ceylon.

Microcystis pulverea (WOOD) MIGULA var. *incerta* (LEMM.) CROW l. c. [= *Microcystis incerta* LEMM.]

Cellulis 1—2 μ diam., cetera ut in typo.

forma *elongata* CROW l. c.

Strato vel ter vel quater longo quam lato; cetera ut in var. *incerta* (LEMM.) CROW.

Oncobyrsa sarcinoides (WISL.) ELENKIN.

De specie nova Oncobyrsae Ag. et loco huius generis inter Chroococcaceas. Not. syst. Inst. Crypt. Hort. Bot. Petropol. 1923.

Strato globoso, pulvinato rotundato, sicco obduro, in aqua molli, opaco, lubrico, 0,3—2 mm diam., rarius 2—4 mm, tuberculato vel dilacerato crispato, rufescenti-fusco, atro fusco, fusco-viridi, olivaceo vel pallide coeruleo-viridi. Cellulis globosis, 3,5—6 μ diam. (sine membrana), 4—7,5 μ (cum membrana), varius oblongis, 6 μ lat. et 9 μ long., tegumentis achrois, sed bene distinctis, sublamellosis, typo Chroococci, contentu luteolo, rufescenti-olivaceo, vel pallide coeruleo viridi, in stratibus interioribus desorganisationis saepe irregulariter polygonio, anguste oblongo, semilunatim arcuato v. punctiformi, sed membranis vulgo formam globosam bene conservantibus et regulariter dispositis, sarcinas cubicas (8 cellulas continentes) efformantibus, quae in glomerulos, gelineos maiores, 20—50 μ lat. consociantur et in suum ordinem glomerulos magnos, 50—200 μ lat inter se agglutinatos efficientes, stratum thallinum formant, lineis rectis vel flexuoso curvatis inter se disiungentes. Rarius cellulae subradiatim dispositae observantur. Ceterum in nonnulis formis lineae disiungentes aegre conspicuae et tunc cellulis membrana arcte vel laxius connexis, sed sine ordine dispositis, structura thalli interna parenchymatis memoriam affert. — Am Ufer von Salzseen Rußlands.

var. ***fulvo-cubica*** Elenkin l. c.

Thallo minuto, globuloso, 0,3—1 mm diam., fulvescente vel olivaceo lutescente, pressione sub vitro in glomerulos polygonios aut cubicos facile secernente. Cellulis periphericis fulvescentibus, internis pallidioribus, in familias cubicas (octades) consociatis, sarcinas autem cubicas aut longiores plus minus quadrato angulatos, vel trapezoideas, 20—50 μ lat. efficientibus, quae in glomerulos polygonios magnos, 50—200 μ lat., inter se agglutinantur, thallum irregulariter globosum formantes. Lineis glomerulos seiungentibus crassitudinis variae eximie in aqua conspicuis. — Vorkommen wie bei der typischen Art.

var. ***irregulariter-consociata*** Elenkin l. c.

Thallo maiore irregulariter globoso, 0,5—2 mm diam., pallide viridi vel obscure fusco, pressione sub vitro glomerulos aegre secedente, structuram quasi parenchymaticam ostendente, lineis seiungentibus flexuoso curvatis (non rectis) in aqua aegre conspicuis. Contentu cellularum saepe in variis stadiis desorganisationis. — Vorkommen wie bei der typischen Art.

f. ***pallida*** Elenkin l. c.

Thallo pallide viridi, membrana cellularum eximie conspicua, achroa, contentu pallido vel consumpto. — Vorkommen wie bei der typischen Art.

f. ***fusca*** Elenkin l. c.

Thallo obscure fusco; cellulis periphericis fuscis (membranis fusco incrassatis), internis pallidis (membranis achrois). — Vorkommen wie bei der typischen Art.

var. ***sparsa*** Elenkin l. c.

Thallo sat magno, irregulariter globoso, dilacerato crispato, 2—7 mm crasso, solido vel bulloso, coeruleo-viridi aut sordido, pressione sub vitro in glomerulos non discedente, massam quasi homogeneam ostendente, lineis seiungentibus in aqua fere inconspicuis. Cellulis plus minus sparsis, non arcte connexis, contentu plerumque irregulariter globoso, polygonio, recto aut semilunatim oblongo vel punctiformi. — Vorkommen wie bei der typischen Art.

Es handelt sich zweifellos um eine sehr polymorphe Art. Die Aufstellung von Varietäten und Formen, die sich nur durch unbedeutende Merkmale unterscheiden, wie Gestalt der Kolonien und verschiedene Ausbildung des Schleims, halte ich für überflüssig.

Paracapsa NAUMANN.

Arkiv för Bot. 1924.

Stratum durum, coriaceum sphaericum-hemisphaericum, lapidibus adfixum, diam. usque ad 0,5 cm. Cellulae sphaericae vel subsphaericae, flavescentes. Cellulae in fila, vagina mucosa instructa, radialiter disposita, saepe ramigera, aggregatae. Area mucosa cellularum interdum adest.

Paracapsa siderophila NAUMANN l. c.

Magnitudo cell. 2,5—5 μ. — In einem See bei Aneboda, Schweden

Das Lager ist vollkommen mit Eisenoxydhydrat inkrustiert. — Wahrscheinlich ist diese Form nichts anderes als eine eisenspeichernde *Oncobyrsa*.

Merismopedia insignis SCHKORBATOW.

Myxophycearum in provincia Charkoviensi (Ukrainae) inventarum novae species et varietates, Not. syst. Inst. Crypt. Hort. Bot. Petropol. 1923.

Familiis initio quadrangularibus, demum irregulariter limitatis, maioribus e cellulis bis octies—64 compositis, dilute coeruleoviridibus; cellulis ovalibus, usque ad 2,2 μ inter se remotis, 3—4,5 μ latis, 4,5—5 μ longis. Cellulae corpus oblongum compactum atque splendidum, in centro situm, ambitu plus minusve irregulare, praebentes. — Im Donjez, Ukraine.

Merismopedia convoluta BRÉB. f. *minor* WILLE.

Familiae minimae, e cellulis 4—8 constitutae. Long. cell. 3 μ, ante div. 4 μ, lat. cell. 2—2,5 μ. — In salzigem Wasser bei Kara-Koschim, Ostturkestan.

Merismopedia hyalinum KG. f. *salina* WILLE l. c.

Algen aus Zentralasien, in: Sven Hedin, Southern Tibet, Stockholm 1922, Taf. XI, fig. 10, 11.

Long. cell. 4—5 μ, lat. 2—3 μ. — In einer Quelle, Jeschil-Kul, Pamir.

Merismopedia elegans A. BRAUN var. *maior* P. M. SMITH.

Phytoplankton of the Inland Lakes of Wisconsin. Wisconsin Geolog. and Natur. History Survey, 1920, Taf. II, fig. 6.

Kolonien meist aus wenigen Zellen bestehend, Zellen lebhaft blaugrün, 10—11 μ breit, 12—14 μ lang. — Im Plankton der Seen von Wisconsin.

Wurde von mir auch im Lunzer Obersee (Niederösterreich) gefunden. Die Zellen mancher Kolonien waren bis 14 μ breit.

Coccopedia Troitzkaja.

De novo genere Chroococcacearum, Not. system. Crypt. Horti Bot. Petropol. 1922.

Familiae tabulares. Cellulae in stratu unico ordinatae, irregulariter dispositae, stratum planum, libere natantem formantes, globosae, ante divisionem paulum oblongae. Divisio cellularum irregularis. Contentus coeruleo-viridis.

Coccopedia limnetica Troitzk. l. c.

Familiis parvis vel magnis, diam. ad 250 μ, e cellulis minimis, 1,5—2 μ crassis, numerosissimis, modo remotis, modo confertis compositis. Contentu pallide coeruleo, non granuloso. — In einem Sumpf bei St. Petersburg.

Die Gattung kann als gemeinsame Ausgangsform von *Holopedia* und *Merismopedia* angesehen werden.

Chamaesiphoneae.

Dermocarpa hemisphaerica S. und G.

in: Gardner, New Pac. Coast Alg. II Pl. 37, 21 (Univ. Calif. Publ. Bot., 1918).

Zellen epiphytisch, einzeln, halbkugelig, mit der flachen Seite befestigt, an der Basis 18—21 μ im Durchmesser, 10—13 μ hoch; Zellinhalt lebhaft blaugrün, homogen; Zellwand hyalin, mäßig dick, homogen, Vermehrung durch succedane Teilungen des ganzen Protoplasten, Gonidien kugelig, 0,8—1,2 μ im Durchm. — An *Rhodochorton Rothii* an zahlreichen Punkten der kalifornischen Küste (Fig. G a).

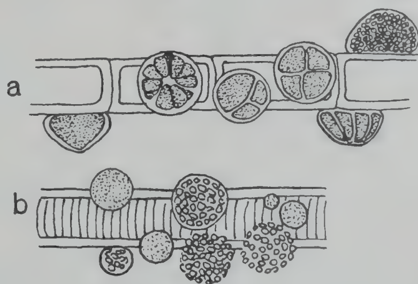


Fig. G.
a *Dermocarpa hemisphaerica.* 500 : 1.
b *Dermocarpa sphaerica.* 500 : 1. (Beide nach Setchell-Gardner.)

Unterscheidet sich von *Xenococcus* durch das Fehlen vegetativer Teilungen, von *Cyanocystis* durch den Öffnungsmodus der Gonidangien, bei *Dermocarpa* bildet sich ein schmaler Riß, bei *Cyanocystis* fällt der oberste Teil des Sporangiums als Deckel

ab.[1]) Interessant ist, daß die Gonidien durch succedane Teilungen entstehen (wie auch bei *D. protea*), wodurch eine Annäherung an *Chamaesiphon* gegeben ist. Typischerweise entstehen die Gonidien bei *Dermocarpa* durch simultane Teilungen.

Dermocarpa sphaerica S. und G.

l. c. III, Pl, **39**, 14.

Zellen einzeln oder zu mehreren beisammen, kugelig, 8—16 μ im Durchmesser, blaß blaugrün; Zellwand dünn, hyalin; Zellinhalt fein granuliert; Gonidien anfangs abgeplattet, bei der Reife kugelig, 2,5—3 μ im Durchmesser, durch simultane Teilungen entstehend, Freiwerden durch Auflösung der ganzen Gonidangiumwand. — Auf verschiedenen Algen der Litoralregion, z. B. *Lyngbya*, häufig in Salzsümpfen (Fig. G b).

Dermocarpa sphaeroidea S. und G.

l. c. II, Pl. **36**, 7.

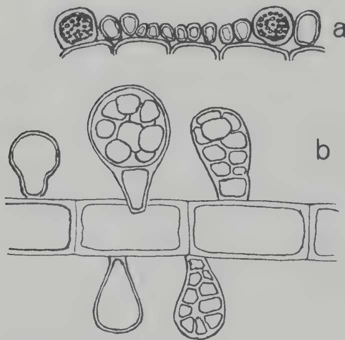


Fig. H.
a *Dermocarpa sphaeroidea*. 250 : 1.
b *Dermocarpa suffulta*. 500 : 1.
(Beide nach SETCHELL-GARDNER.)

Zellen kugelig oder schwach verkehrt eiförmig, durch gegenseitigen Druck etwas abgeplattet, einzeln oder meistens zu kleinen bis 25 μ im Durchmesser großen Gruppen vereinigt; Zellwand hyalin, homogen, zart, 1,5 μ dick; Zellinhalt bei der Reife blaß blaugrün, fein granuliert; Gonidangien 18—25 μ im Durchmesser, der ganze Inhalt zerfällt in kleine, kugelige Gonidien. — An *Porphyra perforata* f. *lanceolata*, Lands End, San Francisco, California (Fig. H a).

Dermocarpa suffulta S. und G.

l. c. Pl. **36**, 9.

Zellen einzeln oder locker zu kleinen Gruppen vereinigt, eiförmig, birnförmig oder manchmal gestielt, 17—20 μ lang, 10—14 μ im Durchmesser am breiteren Ende; Inhalt lebhaft blaugrün; Zellwand hyalin, homogen; die Gonidien werden im oberen Teil der Zelle gebildet, an der Basis bleibt ein kegelförmiger steriler Teil

[1]) Dieser Unterschied reicht wohl nicht zur Trennung der beiden Gattungen aus. — *Dermocarpa protea* besitzt den gleichen Öffnungsmodus wie *Cyanocystis*.

zurück; Gonidien zu 8—12 in einem Gonidangium, 4—6 μ im Durchmesser. — An *Rhodochorton Rothii* an schattigen Stellen. Moss Beach, San Mateo County, California (Fig. H b).

Besonders bemerkenswert ist an dieser Form die Differenzierung innerhalb des Gonidangiums in einen sterilen und einen fertilen Teil. Nur ausnahmsweise zerfällt der ganze Inhalt in Gonidien.

Dermocarpa chamaesiphonoides Geitler.

Neue und wenig bekannte Blaualgen, Abb. 1, a—g. Ber. deutsch. Bot. Ges. 1922.

Gonidangiis singulis, raro consociatis, primum ovato-oblongis, deinde piriformibus, usque ad 7 μ latis, idem aut usque ad 14 μ longis; parte basali sterili, parte apicali gonidia incerto (?) numero, saepe 6 vel 8 ex contentus divisione formante; membrana hyalina, saepe bene distincta; pede parvulo hyalino adnato; contentu griseo-aerugineo. — An *Cladophora* sp. und an der Unterseite von *Lemna minor* aus der Umgebung von Wien, in stehendem Wasser (Fig. J).

Die Annäherung an *Chamaesiphon* (speziell an *Chamaesiphon converficola*) ist so groß, daß sich die Form auch zu dieser Gattung stellen ließe.

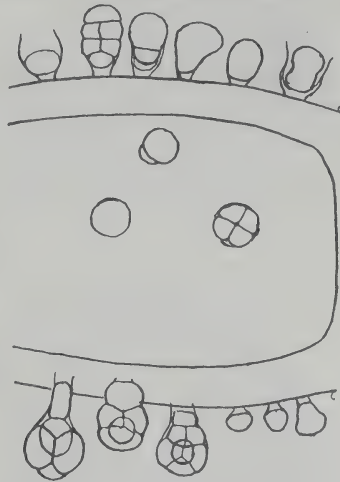


Fig. J.
Dermocarpa chamaesiphonoides.
950 : 1. (Nach Geitler.)

Dermocarpa fucicola Saunders

in: Collins, Holden and Setchell, Phyc. Bor.-Amer., no. 801, Alg. Harriman Exped., 1901. Abb. in: Setchell-Gardner, Marine Alg. Pac. Coast. N. Amer. I, Pl. 8, 5, 6. Univ. Calif. Publ. Bot., vol. 8, 1919.

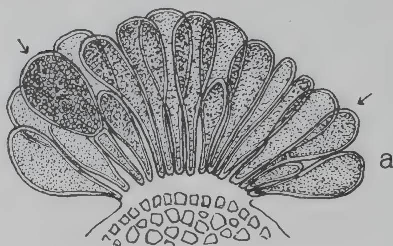
Zellen dicht gedrängt in bis 12 mm großen Gruppen von unregelmäßiger Gestalt und unbestimmter Größe, tief olivengrün bis purpurviolett, 22—30 μ im Durchmesser, bei der Reife 40—60 μ hoch, breit birn- bis ballonförmig, am Grund zu einem stielförmigen Gebilde eingeschnürt; Gonidien durch simultane Teilungen des ganzen Protoplasten entstehend, 4—5 μ im Durchmesser. — Auf verschiedenen Algen entlang der ganzen Küste, von Puget Sound, Washington, bis Südcalifornia (Fig. K a).

Auch diese Form besitzt eine Differenzierung in einen sterilen Stiel und einen fertilen Endteil.

Dermocarpa pacifica S. und G.

in: GARDNER, New Pac. Coast Alg. II, Pl. **37**, 22—24. Univ. Calif. Publ. Bot. 1918.

Zellen in bis 200 μ großen Kolonien von wechselnder Gestalt, annähernd kugelig, breit ei- oder birnförmig bis fast keilförmig, 30—45 μ lang, 20—35 μ im Durchmesser; Zellwand dick, hyalin, homogen; Zellinhalt in der Jugend lebhaft blaugrün oder olivengrün, im Alter bräunlich; Gonidien in großer Zahl, 2 μ im Durchmesser. — An *Chaetomorpha aerea*, Cypress Point, Monterey County, California.



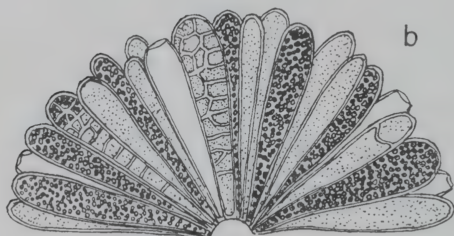


Fig. K. a *Dermocarpa fucicola.* 1400 : 1 (bei den Pfeilen zwei gestielte Zellen). b *Dermocarpa protea.* 250 : 1. (Beide nach SETCHELL-GARDNER.)

Dermocarpa protea S. und G.

l. c. III, Pl. **38**, 4, 5.

Zellen von sehr wechselnder Gestalt und Größe, breit birnförmig bis fast keilförmig, 40—120 μ lang, an der Spitze 6—40 μ im Durchmesser, an der Basis 3—7; Zellwand hyalin, 2—3 μ dick; Zellinhalt homogen, hell blaugrün; Gonidien 3—3,5 μ im Durchmesser, durch succedane Teilungen entstehend. — An *Spongomorpha* sp., Westküste von Whidbey Island, Washington (Fig. K b).

Die s u c c e d a n e n Teilungen der Gonidien sind an dieser Form besonders gut zu sehen.

Cyanocystis parva CONRAD.

Algues, Schizophycées et flagellates recoltées par N. W. RECKERT aux environs de Libau, Ann. biol. lac. 1914.

Zellen kugelig oder fast kugelig, 3—4 μ groß, blaugrün. — Auf *Cladophora* in stehendem Wasser bei Libau.

Xenococcus minimus Geitler.

(Neue und wenig bekannte Blaualgen, Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1922, Abb. 1, fig. h—i).

Ist mit der Gattung *Oncobyrsa* zu vereinigen. Über die Gründe hierfür werde ich in einer späteren Mitteilung berichten.

Xenococcus acervatus S. und G.

l. c. Pl. 39, 13.

Zellen epiphytisch, Teilungen nach zwei Raumrichtungen senkrecht zur Oberfläche des Wirtes, Kolonien anfangs eine Zellage dick, Zellen später übereinander gehäuft, von unbestimmter Ausdehnung; Zellen zuerst abgeplattet, später kugelig oder birnförmig, 3—6 μ im Durchmesser, Zellwand dünn, hyalin; Zellinhalt homogen, blaß blaugrün; Gonidangien unbekannt. — An *Enteromorpha* sp. San Francisco Bay, California (Fig. L).

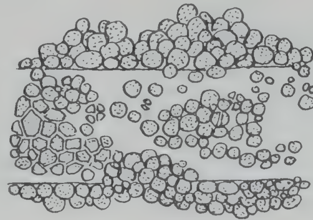


Fig. L.
Xenococcus acervatus. 500 : 1.
(Nach Setchell-Gardner.)

Bemerkenswert ist die Rückbildung der Gonidangien. Die Pflanze zeigt so sehr den typischen Bau einer *Chamaesiphonee*, daß sie mit einer *Chroococcacee* gar nicht zu verwechseln ist. Es handelt sich zweifellos um eine reduzierte Form.

Xenococcus Gilkeyae S. und G.

in: Gardner, New. Pac. Coast Alg. III, Pl. 39, fig. 11, Univ. Calif. Publ. Bot., 1918.

Zellen einzeln oder zu kleinen Kolonien vereinigt, die einzelstehenden Zellen kugelig, die in Kolonien stehenden abgeplattet und mehr oder weniger länglich, 4—7, selten 9 μ im Durchmesser; Zellwand kaum sichtbar, hyalin; Zellinhalt hell blaugrün; Gonidangien von derselben Gestalt und Größe wie die vegetativen Zellen; Gonidien 0,8—1 μ im Durchmesser, durch succedane Teilungen entstehend. — An den Fäden der auf *Fucus* sp. epiphytischen *Elachistea* sp. Seichtwasser, Sitka, Alaska.

Manchmal bleibt der Basalteil des Gonidangiums steril, wie es bei *Dermocarpa suffulta* der Fall ist.

Xenococcus Cladophorae (Tilden) S. und G.

l. c. Pl. 38, 8.

Zellen mehr oder weniger ausgedehnt, einschichtige Lager bildend, die manchmal zu kleinen Gruppen vereinigt sind; Zellen

verschieden gestaltet, eckig, prismatisch, kugelig oder birnförmig, 8—15, manchmal 22 μ im Durchmesser; Zellwand deutlich, hyalin, homogen, oft zerfließend; Zellinhalt blaß blaugrün, homogen; Gonidangien von gleicher Größe und Gestalt wie die vegetativen Zellen; Gonidien durch succedane Teilungen entstehend, 1,5—2 μ im Durchmesser. — An *Cladophora* sp. Baird Point, Strait of Juan de Fuca, British Columbia.

Xenococcus pyriformis S. und G.

l. c. Pl. **39**, 12.

Kolonien klein, einzeln oder manchmal miteinander zusammenfließend, junge Zellen etwas abgeplattet, alte birnförmig bis kugelig, 10—15 μ im Durchmesser, 12—20 μ lang; Zellinhalt lebhaft blaugrün; Zellwand mächtig, hyalin; Gonidangien von derselben Gestalt und Größe wie die vegetativen Zellen; Gonidien 2,8—3,5 μ im Durchmesser, durch succedane Teilungen entstehend. — An *Rhodochorton Rothii* an Felsen, Cape Arago, Oregon.

Xenococcus Chaetomorphae S. und G.

l. c. II, Pl. **36**, 2—4.

Vegetative Zellen sehr wechselnd in Gestalt und Größe, bald kugelig, bald eckig und von gleicher Höhe und Breite, bald lang und schmal, von oben gesehen nach zwei Seiten zugespitzt, bis 25 μ im vertikalen Durchmesser, die schmalen Zellen bis 45 μ lang; Gonidangien von der gleichen Gestalt und Größe wie die vegetativen Zellen; Gonidien durch succedane Teilungen des ganzen Protoplasten entstehend. — An *Chaetomorpha aerea.* Cypress Point, Monterey County, California.

Pleurocapsa gloeocapsoides S. und G.

l. c. III, Pl. **39**, 15—17.

Kolonien zu weichen, glänzenden Schleimmassen vereinigt, 1 bis 2 mm groß; Zellteilungen normalerweise nach drei Raumrichtungen; einzelne Zellen abgerundet, in den Kolonien durch gegenseitigen Druck abgeplattet; Zellinhalt 4—8 μ im Durchmesser, homogen, blaß blaugrün; Zellwand deutlich, bräunlich; Kolonien aus 2—8 in mächtiger, homogener, hyaliner, weicher Gallerte liegenden Zellen bestehend; Gonidien zu 2—4 in unveränderten vegetativen Zellen, 2,5—3,5 μ im Durchmesser. — Am Rand eines Salzsumpfes, Alamada, California.

Ob diese Pflanze zu den *Chamaesiphoneen* gehört, erscheint mir zweifelhaft. Das, was die Autoren Gonidien nennen, sind, wie mir

vorkommt, nichts anderes als gewöhnliche vegetative Zellen, die durch rasch aufeinanderfolgende Teilungen immer kleiner werden. Dasselbe kommt z. B. bei *Aphanothece muralis* vor (vgl. Geitler, Neue und wenig bekannte Blaualgen, Ber. deutsch. Bot. Ges. 1922).

Pleurocopsa entophysaloides S. und G.

l. c. Pl. **38**, 9, 10.

Lager dunkel gefärbt, pulverig, etwas schleimig, 1—4 mm dick; einzelne Zellen kugelig, 8—10 μ im Durchmesser, in den Kolonien stark abgeplattet, 4—8 μ im Durchmesser, kugelig oder verschieden gelappt; Kolonien häufig *Entophysalis* - artig, 40—60 bis zu 200 μ im Durchmesser, bei der Zellteilung werden die Spezialhüllen nicht zerrissen; Hüllen fest, an der Oberfläche etwas schleimig, gelblich braun, 2 μ dick; Zellinhalt homogen, hell blaugrün; Gonidien in unveränderten vegetativen Zellen der kleinen oder großen Kolonien, 3—3,5 μ im Durchmesser. — An Felsen in der Litoralregion an höheren Stellen. Carmel Bay, Monterey County, California (Fig. M).



Fig. M. *Pleurocapsa entophysaloides.* a Sporangium, b Teilungen der vegetativen Zellen, c Habitusbild; alle 250 : 1. (Nach Setchell-Gardner.)

Hyella Littorinae S. und G.

l. c. II, Pl. **37**, 19, 20.

Aufrechte Fäden zahlreich, gerade, parallel, einfach oder spärlich verzweigt, 75—85 μ lang, 10—14 μ im Durchmesser; Längenwachstum mittels einer Spitzenzelle; basale Zellen der Fäden eckig, 4—6 μ im Durchmesser, Teilungen nach allen Richtungen; Endzellen der aufrechten Fäden zylindrisch, 20—30 μ lang; Zellinhalt blaugrün, homogen; Zellwand oder Scheide hyalin, homogen, 2,5—3,5 μ dick; Gonidangien unbekannt. — An *Littorina planaxis* an Felsen, an der ganzen Küste von California.

Interessant durch das Fehlen der Gonidien.

Hyella linearis S. und G.

l. c. Pl. **36**, 8.

Lager dunkel blaugrün, in den Wirt eindringend, 350—450 μ lang; Zellen der inneren Enden der Fäden am schmalsten, 4—6 μ im

Durchmesser, allmählich gegen die Peripherie des Wirtes zu anwachsend, bis 12 μ im Durchmesser; Zellwand dünn, hyalin; Zellteilungen anfangs nach einer Richtung, gewundene, spärlich verzweigte Fäden bildend; spätere Teilungen nach 3 Raumrichtungen, oft deutlich schief, besonders an der Peripherie des Wirtes, knotige Fäden bildend; Gonidangien an der Oberfläche des Wirtes, 14—20 μ im Durchmesser; Gondien zahlreich, 1 μ im Durchmesser. — An *Prionitis* sp. Sunset Beach, Oregon (Fig. N).

Steht der folgenden Form nahe.

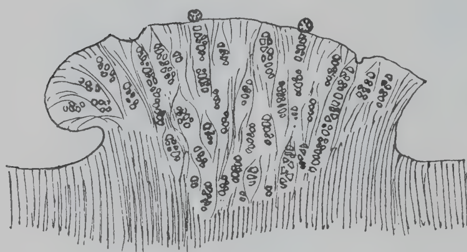


Fig. N.

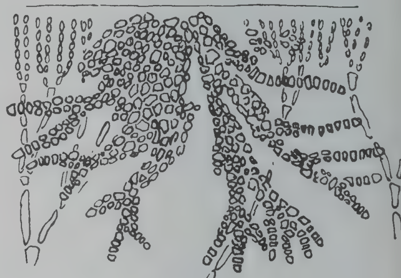


Fig. O.

Fig. N. *Hyella linearis.* 125 : 1. (Nach Setchell-Gardner.)
Fig. O. *Hyella socialis.* 250 : 1. (Nach Setchell-Gardner.)

Hyella socialis S. und G.

l. c. Pl. **36**, 5.

Fäden in den Wirt eindringend, 200—300 μ lang, gewunden, baumförmig verzweigt, Teilungen anfangs nur nach einer, später nach verschiedenen Richtungen, wodurch Zellgruppen, die von der ursprünglichen Gallertscheide umgeben sind, entstehen; jede Gruppe geht aus einer einzigen Fadenzelle hervor, wird gewöhnlich selbständig und zeigt ein ähnliches Aussehen wie die Kolonien von *Gloeocapsa*; die größten Gruppen liegen nahe der Oberfläche des Wirtes. Zellen stark abgeplattet, von wechselnder Gestalt und Größe, 4—6 μ im Durchmesser, Endzelle 7—9 μ lang, deutlich kegelförmig; Zellwand hyalin, weich; Zellinhalt lebhaft blaugrün; Gonidangien unbekannt. — An den Stielen von *Iridaea minor*, Carmel Bay, Monterey County, California (Fig. O).

Hyella terrestris Chodat.

Materiaux pour l'histoire des Algues de la Suisse. Bull. de la soc. Bot. de Genève 1921.

Cellulae vel filamenta 2,5—3 μ crassa, 7—9 μ longa; cellulae inflatae 4/6, vel propagulae minores 3 μ diam.; contentus sordide

viridis; membrana crassiuscula hyalina 1 μ. — In einer Kultur, die mit Erde aus einem Nadelwald geimpft worden war, Schweiz.

Diese Form ist ungenügend beschrieben.

Radaisia Laminariae S. und G.

l. c. Pl. **37**, 14—16.

Auf dem Substrat kriechende Teile aus dichtgefügten, radial gestellten Fäden bestehend, die dichotom oder annähernd dichotom verzweigt sind und ein dichtes, festes, im Umriß kreisförmiges, bis 300 μ im Durchmesser großes Lager bilden; Zellen der niederliegenden Fäden quadratisch, 4—4,5 μ im Durchmesser, durch horizontale Teilungen festgefügte, aufrechte Fäden bildend; Dicke des ganzen Thallus 30—40 μ; Gonidangien endständig an den aufrechten Fäden, kugelig oder schwach oval, 8—9 μ im Durchmesser; Gonidien 0,8 μ im Durchmesser, durch simultane Teilungen entstehend; Färbung lebhaft blaugrün. — An den Spitzen der Phylloide von *Laminaria Sinclairii*, Fort Point, San Francisco (Fig. P).

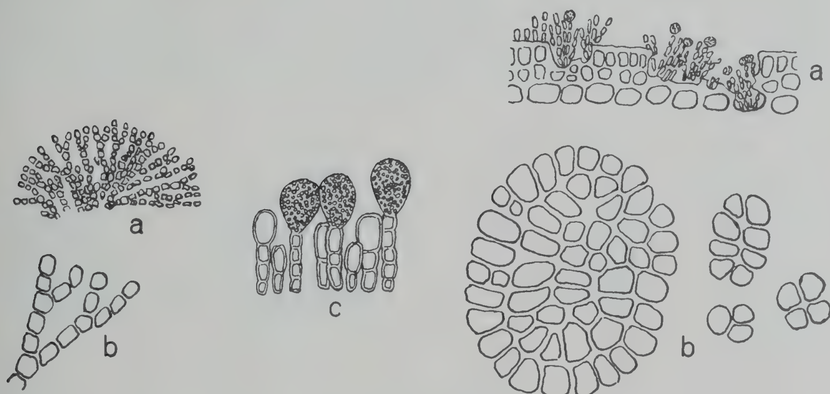


Fig. P. Fig. Q.

Fig. P. *Radaisia Laminariae.* a basaler Teil des Lagers, 375 : 1; b ein Teil desselben 800 : 1; c aufrechte Fäden mit Sporangien, 500 : 1. (Nach SETCHELL-GARDNER.)

Fig. Q. *Radaisia subimmersa.* a Habitusbild, 250 : 1; b Entwicklungsstadien des basalen Teiles des Lagers, beide 800 : 1. (Nach SETCHELL-GARDNER.)

Radaisia subimmersa S. und G.

l. c. Pl. **37**, 12, 13.

Lager klein, unscheinbar, von unregelmäßigem Umriß, auf der Cuticula oder in kleinen oberflächlichen Vertiefungen des Wirtes wachsend; niederliegende oder basale Teile aus unregelmäßig ange-

ordneten eckigen, 3—5 μ im Durchmesser großen Zellen zusammengesetzt, aufrechte, zuerst parallele, später am freien Ende divergierende, 35—45 μ lange Fäden bildend; Teilungen am freien Ende nach einer, am Basalende nach 3 Raumrichtungen, wodurch ovale Zellmassen entstehen; Zellen der aufrechten Fäden 3—5 μ lang, 1,5—2,5 μ breit, im Alter häufig birnförmig; Zellinhalt homogen, blaugrün; Gonidangien endständig, kugelig, 4—6 μ im Durchmesser, durch simultane Teilungen 6—8 Gonidien bildend. — An *Rhodymenia* sp., Carmel Bay, Monterey County, California (Fig. Q).

Radaisia clavata S. und G. l. c.

Lager auf der Oberfläche des Wirtes, mikroskopisch, tief blaugrün, bis 100 μ im Durchmesser, im Durchschnitt mehr oder weniger wannenförmig; Fäden sehr dicht gedrängt, 70—100 μ lang, am Apikalende spärlich verzweigt; Zellen an der Basis 4—5 μ, höher oben 7—8 μ, im Durchmesser 3—4 μ lang, Teilungen oft unregelmäßig, schief, Zellwand dünn, hyalin; Zellinhalt homogen; Gonidangien 8—9 μ im Durchmesser, endständig, halbkugelig; Gonidien abgeplattet, 1—1,5 μ im Durchmesser, durch simultane Teilungen entstehend. — An *Gymnogongrus linearis*, Lands End, San Francisco, California (Fig. R).

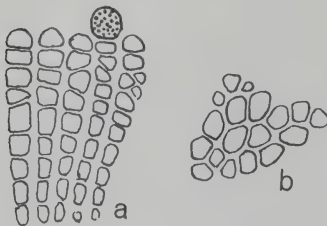


Fig. R.

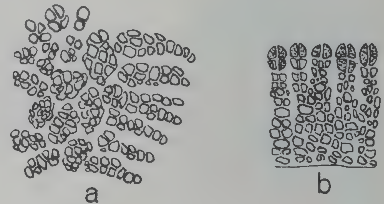


Fig. S.

Fig. R. *Radaisia clavata.* a aufrechte Fäden mit einem Sporangium, b ein Teil des basalen Lagers, beide 700 : 1. (Nach Setchell-Gardner.)

Fig. S. *Radaisia epiphytica.* a basaler Teil des Lagers, b aufrechte Fäden mit Sporangien, beide 250 : 1. (Nach Setchell-Gardner.)

Radaisia epiphytica S. und G.

l. c. Pl. 37, 10, 11.

Lager auf der Oberfläche des Wirtes, fast kreisförmig im Umriß, 250—350 μ groß, 50—60 μ dick; niederliegende oder basale Schicht von entlang dem Rand dichotom oder annähernd dichotom verzweigten Fäden gebildet; aufrechte Fäden locker stehend, aus Gruppen von abgeplatteten, 3—5 μ im Durchmesser großen Zellen

bestehend, die durch Teilungen nach 3 Raumrichtungen entstehen; Zellinhalt homogen, blaugrün; terminale und subterminale Zellen Gonidien bildend, dabei sich etwas vergrößernd; Gonidien abgeplattet, 1,8—2,4 μ im Durchmesser, durch simultane Teilungen entstehend. — An *Iridaea minor*, Carmel, Monterey County, California (Fig. S).

Chamaesiphon incrustans GRUN. f. *asiatica* WILLE.

Algen aus Zentralasien, in: Sven Hedin, Southern Tibet, Stockholm 1922.

Long. cell. 20 μ, lat. 4 μ. — Epiphytisch auf *Rhizoclonium macromeres* WITTR. Bassik-Kul, Pamir.

Chamaesiphon incrustans GRUN. f. *longissima* WILLE l. c.

Long. 46 μ, lat. 2—3 μ. — Zusammen mit der vorkergehenden Form vorkommend.

Chamaesiphon filamentosus GHOSE.

A Syst. and Ecolog. Account of a Coll. of Blue-Green Algae from Lahore and Simla. Journ. Linn. Soc., 1924, pl. 31, fig. 1.

Plantis solitariis vel fasciculatis; gonidangiis maturis 4—6 μ crassis, usque ad 200 μ longis, filamentosis, basin versus in stipitem

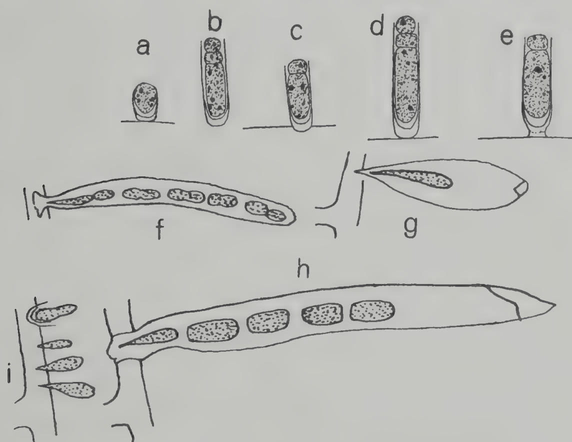


Fig. T. a—e *Chamaesiphon cylindricus.* 1200:1 (nach BOYE P.); f—i *Chamaesiphon filamentosus,* f 350:1, g—i 700:1 (nach GHOSE).

attenuatis; vaginis achrois; gonidiis numerosis, 5—6 μ crassis, doliformibus, protoplasmate granuloso. — In einer Pfütze an *Pithophora* sp., Lahore (Fig. T, f—i).

Steht *Chamaesiphon confervicola* sehr nahe.

Chamaesiphon cylindricus Boye P.

Freshwater Cyanophyceae of Iceland, in: Botany of Iceland, vol. II, 1923, fig. 2.

Gonidangiis stricte cylindricis, 2—2,5 μ crassis, 11—13,2 μ longis, rectis, basi non angustatis, vel brevissime stipitatis, vulgo inarticulatis, interdum superne duobus gonidiis; vaginis achrois apice tenuibus, basi incrassatis; contentu cellularum granulato. — Epiphytisch auf *Cladophora* in einem See Islands (Fig. T, a—e).

Gomphosphaeria aponina (Kuetz.) S. und G.

Marine Alg. Pac. Coast N.Amer. p. I, Pl. 1, 2, 3 (Univ. Calif. Publ. Bot., vol. 8, 1919).

Zellen zu mikroskopisch kleinen, blaugrünen, bis 90 μ großen Kolonien vereinigt. Hülle hyalin, mäßig dick, schwach geschichtet, Zellen keulig oder birnförmig, radiär angeordnet, 10 μ lang, 4—5 μ im Durchmesser. an kurzen, dicken, von der Mitte ausstrahlenden Stielen befestigt, Teilungen nach zwei Raumrichtungen; Gonidien zahlreich, rund, 2 μ im Durchmesser, durch succedane Teilungen entstehend. — Mit anderen Algen freischwimmend in einem Salzsumpf, Whidbey Island, Washington.

Setchell und Gardner konnten keine Gonidien beobachten und stützen sich bei ihrer Diagnose auf Angaben von Zukal (Neue Beobachtungen über einige Cyanophyceen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1894) und Schmidle (Über drei Algengenera. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1901). Ich möchte darauf hinweisen, daß diese Angaben ganz ungenügend sind. Die „Körnerausstreuung“ Zukal’s ist (sofern sie nicht überhaupt auf einem Beobachtungsfehler beruht) etwas ganz anderes als die Gonidienbildung der *Chamaesiphoneen*. Schmidle hat nur totes Material untersucht und dabei wohl körnige Inhaltsstoffe für Gonidien gehalten; darauf deutet seine Mitteilung hin, daß die Körner heranwachsen, bis sie die Größe der fertigen Gonidien erreicht haben. Bei der Gonidienbildung ist gerade das Umgekehrte der Fall, d. h. die succedan sich bildenden Plasmaportionen werden immer kleiner (im Fall der simultanen Entstehung besitzen sie von Anfang an ihre definitive Größe). Daß Schmidle leere Membranen gesehen hat, beweist nichts für eine Entleerung von Gonidien. Auch die Abbildungen beider Autoren sind wenig vertrauenerweckend. — Ob man *G.* als *Chamaesiphonee* mit reduzierten Gonidangien ansehen soll, ist fraglich. Setchel und Gardner halten die Ähnlichkeit im vegetativen Aufbau mit *Xenococcus* für größer als mit einer *Chroococcacee*.

Zur Kenntnis der Fortpflanzungserscheinungen einiger Süßwasseramöben.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von

Momcilo Ivanić (Belgrad).

(Hierzu 24 Textfiguren.)

Während meiner Tätigkeit am Zoologischen Institute zu München in den Jahren 1910/12, in den Kriegsjahren und später habe ich mich, soweit nur hierzu sich die Gelegenheit bot, mit Untersuchungen über Protozoen, besonders über Amöben, beschäftigt. Eine Reihe von Untersuchungen habe ich im Laufe der Jahre beendet, doch nur einen kleinen Teil davon bis jetzt in der serbischen Sprache veröffentlichen können. Da die Veröffentlichung der ausführlichen Arbeiten noch eine lange Zeit in Anspruch nehmen wird, will ich in einigen kurzen, vorläufigen Mitteilungen die wichtigsten Resultate meiner Untersuchungen zusammenstellen.

1. *Amoeba Hertwigi* spec. nov.

Ich beginne mit der *Amoeba Hertwigi*, welche ich im Frühjahr 1912 aus dem organischen Detritus im Aquarium des Gartens des Zoologischen Instituts zu München kultivieren konnte. Nach meiner Meinung haben wir es mit einer typischen *Limax*-Amöbe zu tun, wenn wir in diese Gruppe alle Amöben aufnehmen, deren Teilungsfigur dadurch charakterisiert ist, daß man klar zwei färbbare Substanzen morphologisch unterscheiden kann: Das Chromatin der Äquatorialplatte und das färbbare Material der Polkörper. — Es sei mir vergönnt, an dieser Stelle noch eine angenehme Pflicht zu er-

füllen, indem es mir eine besondere Freude ist, dem Herrn Geheimrat Prof. Dr. Richard Hertwig meinen aufrichtigsten Dank für sein liebenswürdiges Entgegenkommen aussprechen zu dürfen. Als Zeichen dieser Dankbarkeit ist auch die Benennung dieser Amöbe zu betrachten.

Die *Amoeba Hertwigi* hat sich als ein sehr günstiges Objekt zur Untersuchung der gewöhnlichen Zweiteilung gezeigt. Der merkwürdigen Größe wegen konnte ich bei dieser Amöbe einige Einzelheiten feststellen, welche bis jetzt in der Literatur noch nicht klar hervorgehoben und daher auch nicht genügend eingeschätzt wurden.

So fand ich vor allem, daß der Bau des Ruhekerns folgender ist: Das Lininmaterial bildet eine mehr oder minder festgefügte Kugel, welcher die färbbare Substanz des Caryosoms in Form einer Kallote anliegt. Das kann man an „Profilansichten“ der Kerne ganz deutlich erkennen. Betrachtet man aber einen solchen Kern „von oben“, dann gestattet die Caryosomkallote nicht die Lininkugel zu sehen. Kommt es weiter beim Präparieren (besonders Fixieren) zu einer stärkeren Kondensation des Kernes, dann erscheint der Raum zwischen Caryosom und Kernmembran als helle Zone. In diesem Fall sehen wir die typischen Caryosomkerne im Sinne von Hartmann (1911).[1] Diese sind Artefakte, denn in gut fixierten Präparaten sieht man an Stelle dieses leeren Raumes ein Lininmaterial in Form von Filamenten und neben der Kernmembran sehr feine, aber ganz deutliche Chromatinkörnchen.

Der Kernteilungsprozeß spielt sich jetzt in folgender Weise ab: Das Lininmaterial spielt die wichtigste Rolle, indem die Lininkugel in einer Richtung polar sich zu differenzieren beginnt, auf welche Weise zuletzt eine Lininteilungsspindel erhalten wird. Während dieser Zeit verlängert sich die Caryosomkallote zu einem bisquitförmigen Körper, dann folgt die Zweiteilung derselben im Äquator und schließlich finden sich an jedem Lininspindelpol die Gebilde, welche als Polkörper zu bezeichnen sind. Die Lininfilamente im Raum zwischen Caryosom und der Kernmembran ziehen, wie es scheint, jetzt die Chromatinkörnchen zum Äquator der Lininspindel und es entsteht die Äquatorialplatte. Die weiteren Kernteilungsstadien sind in üblicher Form wie bei allen anderen *Limax*-Amöben.

Neben dieser gewöhnlichen Zweiteilung habe ich bei *Amoeba Hertwigi* auch multiple Teilung feststellen können. Diese Teilung

---

[1]) Hartmann, Max: Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Gustav Fischer, Jena.

spielt sich in einer Art von Ruhestadium ab. Diese Ruhestadien sind Cysten mit einer sehr dünnen Membran, welche nach meinen Beobachtungen nur von der Pellicula der betreffenden Individuen gebildet wird. Solche Cysten findet man in älteren Kulturen und man kann annehmen, daß sie von ungünstigen Außenbedingungen der Kultur und einem gewissen Depressionszustand hervorgerufen werden. Dabei ist hervorzuheben, daß wir es bei dieser Erscheinung mit einer kurzen Teilungsstörung und Teilungssistierung zu tun haben. Denn nach einer Zeit der Ruhe lebt das Teilungsvermögen der Tiere aufs neue auf und auf dem Wege zweier aufeinanderfolgender Kernteilungen erhalten wir vierkernige Cysten, welche später auf dem Wege einer Plasmotomie in vier Enkelindividuen zerfallen. Die kleinen Amöben werden frei und wachsen zur adulten Form heran. Manchmal findet die Teilung dieser jungen Amöben statt, in welcher Weise die jugendlichen Teilungen auch bei *Amoeba Hertwigi* vorkommen.

Auch eine andere Art von Cysten habe ich bei *Amoeba Hertwigi* finden können. Es sind dies Cysten, die sich von den eben beschriebenen durch eine dickere und festere Membran unterscheiden. In ihnen fand ich auch Kernteilungsstadien. Wie bei der Schizogonie traten auch hier gewöhnlich zwei Teilungen auf und veranlaßten die Bildung von vierkernigen Cysten. Zwischen beiden Arten von Cysten besteht aber ein prinzipieller Unterschied, indem bei den an letzter Stelle genannten der normale einkernige Zustand in der Weise aufs neue hergestellt wird, daß alle Kerne mit Ausnahme eines einzigen degenerieren und nach und nach vom Protoplasma resorbiert werden. Dieser Degenerations- und Resorptionsprozeß ist recht kompliziert und interessant. Hier sei nur erwähnt, daß die Degenerationskerne zuerst sehr groß werden und dem Bau nach an die Großkerne gewisser Ciliaten erinnern.

Dieser Reduktion der Kernzahl in den Cysten entspricht eine Reduktion der Kernzahl in freien Tieren. Die Tiere wurden auch in den meisten Fällen vierkernig und wieder degenerierten alle Kerne mit Ausnahme eines einzigen und wurden allmählich resorbiert. — Noch habe ich eine andere Reduktion der Kernzahl in freien, mehrkernigen Tieren beobachtet, wo auf dem Wege einer Art innerer Knospung im Muttertierkörper die einkernigen Cysten in Ein- bis Dreizahl gebildet werden. Neben den normalen Kernen sind dabei auch die Degenerationskerne in den Cysten und in dem Protoplasmarestkörper zu finden.

Am Ende möchte ich noch bemerken, daß Kernteilungsstörungen

bei *Amoeba Hertwigi* immer neben einer Reihe ganz normaler Teilungsstadien zu finden waren. Es ist dabei wichtig, daß das Protoplasma sich immer viel empfindlicher als der Kern erwies und deswegen trat die Sistierung der Protoplasmateilung bei ganz normaler Kernteilung auf. Es waren die Kerne sogar fähig, je drei ganz normale Teilungen durchzuführen, während das Protoplasma gänzlich in Ruhe blieb. So erhalten wir bis achtkernige Tiere, welche meistens degenerierten, wenn sie den normalen einkernigen Zustand auf dem Wege einer Knospung oder einer Plasmotomie herzustellen nicht imstande waren.

2. *Amoeba verrucosa* (Ehrbg.).

Obwohl die *Amoeba verrucosa* eine der am meisten verbreiteten Amöben ist, hat erst Gläser (1912)[1]) ihre Kernteilung gesehen und beschrieben. Doch ist es Gläser nicht gelungen, die Teilung bei *Amoeba verrucosa* vollständig zu erforschen. Er hat zudem die Verhältnisse der Kernteilung nicht ganz richtig aufgeklärt, obwohl er gut und richtig beobachtete. Ein glücklicher Zufall hat es gewollt, daß ich im Münchener Zoologischen Institute diese Amöbe in ungemein großer Zahl antreffen konnte, und das im gleichen Jahre als die Arbeit von Gläser erschien. Während des Krieges, am Ende des Jahres 1917 und im Jahre 1918, konnte ich in Paris aufs neue meine Protozoenuntersuchungen aufnehmen. So konnte ich im Biologischen Institute des Herrn Prof. Maurice Caullery unter anderem auch *Amoeba verrucosa* kultivieren und untersuchen. Neben der gewöhnlichen und multiplen Teilung, wie ich sie im Münchener Material fand, stieß ich auf besonders klare Fälle von jugendlichen Teilungen im Pariser Material. Später fand ich diese Teilungen auch in meinen Münchener Präparaten.

Die gewöhnliche Kernteilung bei *Amoeba verrucosa* ist eine typische Promitose, wenn wir als Promitose jene Kernteilungsfigur bezeichnen, welche morphologisch folgende Bestandteile erkennen läßt: Die Lininteilungsspindel und zwei Arten von färbbaren Substanzen, das Äquatorialplattenchromatin und das färbbare Material der Polkörper. Wie bei einer Anzahl der *Limax*-Amöben, beginnt der Teilungsprozeß auch hier mit einer polaren Differenzierung der Lininkugel. Wenn in solcher Weise die Teilungsfigur im großen fertig ist, d. h. wenn auch der Außenkern in den Teilungsprozeß

---

[1]) Gläser, H.: Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben, zugleich ein Beitrag zur Phylogenie des Centrosoms. Arch. f. Protistenk., Bd. 25.

einbezogen ist, sieht man deutlich eine doppelte Lininspindel: eine innere, welche von der Lininkugel unter dem Caryosom stammt, und eine äußere, welche vom spongiösen Lininnetz des Außenkerns gebildet wird. Gläser hat auch diese betreffenden Verhältnisse so gezeichnet, aber nicht richtig erkannt und nicht in der gebührenden Weise hervorgehoben. Das körnige Außenchromatin bildet die Äquatorialplatte, während von der färbbaren Substanz des Caryosoms die Polkörper abstammen. Ich habe eine bestimmte Chromosomenzahl wie Gläser nicht finden können. So wie Gläser fand ich aber den Nucleolus am Ende des Teilungsprozesses ins Protoplasma ausgestoßen. Manchmal findet man ihn in doppelter Zahl. Die Kernmembran bleibt während der Teilung immer erhalten. In einigen Fällen habe ich im Protoplasma an den Spindelpolen die Strahlungen gesehen, welche von Gläser in seinen Abbildungen regelmäßig und treu gezeichnet sind. Ich konnte mich ganz sicher überzeugen, daß diese Erscheinung als ein Produkt der Fixation anzusehen ist. Die Art und Weise, in welcher Gläser seine Objekte fixierte, gibt auch eine genügende Erklärung, warum er diese Schrumpfungen immer erhielt.

Sowohl im Münchener als auch im Pariser Material hatte ich das Glück, alle Stadien der multiplen Teilung zu finden. Die einkernigen Tiere encystieren sich neben ganz frischen und in sehr reger Teilung begriffenen Individuen, und geben durch Promitose vielkernige Cysten. Die größte Kernzahl, welche ich finden konnte, war 19 in einer Riesencyste. Die Cystengröße ist indessen hierbei nicht von ausschlaggebender Bedeutung, denn in einer recht kleinen Cyste, welche nicht mehr als $^1/_6$ der genannten betrug, zählte ich 14 Kerne. Es ist ohne weiteres klar, weswegen mit der Zunahme der Zahl der Kerne ihre Größe in den Cysten abnimmt. Plasmotomiestadien sind äußerst selten zu finden. Dagegen sind sehr häufig Cysten, welche in Degeneration begriffen sind. Darum bin ich geneigt, die Schizogoniestadien bei *Amoeba verrucosa* als einen nicht ganz normalen, sondern als einen mehr oder minder pathologischen Zustand aufzufassen, welcher natürlich sehr oft auch zu einer Degeneration zu führen imstande ist. Hier sei noch erwähnt, daß die eigentliche Ursache des pathologischen Zustandes wieder in einer Störung des Teilungsprozesses zu suchen ist. Das geht besonders klar aus dem Aussehen des Protoplasmas hervor, welches die Teilungsfähigkeit manchmal gänzlich verloren zu haben scheint, während der Kern mehrere Teilungsschritte durchmachen kann. Meine Erfahrungen über Schizogonie bei *Amoeba verrucosa* scheinen

auch zu zeigen, daß die Schizogonie bei den Protozoen überhaupt nicht als ein normaler Zustand zu betrachten ist. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Schizogonie am meisten bei den parasitischen Protozoen vorzukommen pflegt, wo pathologische Zustände wegen der Abwehr des Wirtes begreiflich sind.

Wenn die encystierten Tiere den Depressionszustand überleben und wir so die jugendlichen Stadien von *Amoeba verrucosa* erhalten, dann geht auch der Teilungsstillstand vorüber. Nach der Depression und dem Teilungsstillstand beginnt die Periode außerordentlich reger Teilung. Es ist nicht nötig, daß die jungen Amöben zu der adulten Größe heranwachsen, um sich teilen zu können; man bekommt jugendliche Teilungen. Wie bei der gewöhnlichen und multiplen Teilung teilt sich der Kern auch bei den jugendlichen Teilungen ganz deutlich promitotisch

Dem Vorkommen solcher jugendlichen Teilungen bei *Amoeba verrucosa* ist die Teilung der Embryonalzellen der Metazoen analog, was dafür spricht, daß die Protozoenzelle höchst wahrscheinlich alle Grundeigenschaften mit der Metazoenzelle teilt. Noch könnte man den jugendlichen Teilungen die biologische Bedeutung zuschreiben, daß sie vielleicht etwas mehr als die der erwachsenen Tiere der Artverbreitung dienen, indem die Teilungsraten wegen der kleineren Größe wie bei allen kleinen *Limax*-Amöben kürzer und somit die Vermehrung viel stärker zu sein scheinen.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank Herrn Prof. Maurice Caullery aussprechen zu dürfen für sein liebenswürdiges Entgegenkommen während meiner Arbeit an seinem Institute.

3. *Amoeba gigantea* spec. nov.

Während meines Aufenthaltes in Paris, im Biologischen Institute des Herrn Prof. Caullery, trat in einer meiner *Limax*-Amöbenkulturen, die ich aus dem organischen Detritus aus dem „Jardin des Plantes" kultivierte, *Amoeba gigantea* in großer Zahl auf. Im nativen und im fixierten Präparate fiel mir auf, daß mit dem Altern der Kultur auch die Zahl von Amöben zunahm, die sich auf den ersten Blick von normalen durch ihre außerordentliche Größe auszeichneten. Ich habe deshalb dieser Amöbe den Namen *Amoeba gigantea* gegeben.

Die *Amoeba gigantea* ist eine echte *Limax*-Amöbe, d. h. eine Amöbe, die sich durch Promitose teilt, in welcher ganz klar Linin-

spindel und zwei färbbare Substanzen, das Körnchenchromatin der Äquatorialplatte und das färbbare Material der Polkörper zu unterscheiden sind. Sehr deutlich konnte ich sehen, daß der Ruhekern einen vollkommen gleichen Bau wie bei *Amoeba Hertwigi* hat.

Die Riesentiere zeigen dagegen, was die Kernteilung anlangt, ein etwas anderes Verhalten. Sie ist zunächst nicht eine gänzlich promitotische, sondern erinnert an die Mitose. Auch hier handelt es sich um Tiere, welche durch eine Störung und Sistierung im Teilungsprozesse hervorgerufen sind.

Daß die Riesentiere identisch sind mit jenen normaler Größe, zeigen alle möglichen Übergangsformen zwischen ihnen, sowie die Tatsache, daß auch die Riesentiere manchmal promitotisch sich teilen. Die Mitosenversuche drücken sich darin aus, daß der Teilungsprozeß sich nur am Caryosom eine Zeitlang abspielt, während der Außenkern gänzlich in Ruhe verbleibt. Es bildet sich eine mehr oder minder ausgesprochene Teilungsfigur aus dem Caryosom, der ganze Außenkern aber behält seine netzartige Verteilung.

Niemals aber kommt eine definitive Kernteilung vor. Ich konnte eine Zweiteilung des Mutterkerns in Tochterkerne sowie jene des Protoplasmakörpers niemals finden.

Ich glaube, darin den wichtigsten Beweis dafür erblicken zu dürfen, daß eine Störung im Kernteilungsprozesse die eigentliche Ursache der Riesentiererscheinung ist. Wenn wir bedenken, daß nur zwei oder drei Rhythmen der Kern- und Protoplasmateilung ohne Erfolg vorübergegangen sind, ist es ganz klar, wieso größere Tiere, Riesentiere, zustandekommen. Auch der Mitoseversuch statt der Promitose läßt sich ziemlich leicht erklären. Wie ich in dieser Arbeit ein wenig weiter näher begründen werde, ist die Mitose in erster Linie als ein Reorganisationsprozeß aufzufassen, wo ist aber ein solcher Prozeß nötiger als nach Störung und Stillstand im Kernteilungsprozesse?

Die Cystenstadien, welche oft zu treffen waren, sind ein weiterer Beweis dafür, daß wir es in unserer *Gigantea*-Kultur mit einem Depressionszustande zu tun haben. In der Mehrzahl von Cysten fand ich je zwei aufeinander folgende Teilungsschritte, wodurch je vier Kerne gebildet werden. Drei Kerne unterliegen der Degeneration und Resorption, sowie bei *Amoeba Hertwigi*. Immerhin besteht ein Unterschied zwischen dieser Degeneration und Resorption und jener bei *Amoeba Hertwigi*. Bei *Amoeba Hertwigi* vergrößern sich zunächst die Degenerationskerne beträchtlich und erst dann kommt es zum Zerfall, bei *Amoeba gigantea* aber spielen sich folgende

Prozesse ab. Der Kern, welcher übrig zu bleiben hat, bewahrt das Aussehen eines typischen Ruhekerns. Er ähnelt sehr dem Kerntypus, welcher von Hartmann als echter Caryosomkern bezeichnet worden ist, d. h. ein Kern, an dem nur ein Caryosom, begrenzt von einer Kernsaftzone, zu sehen ist. Die übrigen Kerne dagegen zeigen einen sehr gut entwickelten Außenkern mit Lininnetz und Körnchenchromatin. In „Profilansichten" sehen diese Kerne wie typische Bläschenkerne aus. Dann sieht man Bilder, wie wenn sich die Kernmembran auflösen würde und der Kerninhalt ins Protoplasma übertritt und nun zerstreut und nach und nach resorbiert wird.

In meiner ausführlichen Arbeit sollen diese Vorgänge in Cystenstadien von *Amoeba gigantea* eingehend auseinandergesetzt werden. Hier sei nur erwähnt, daß die Kernteilungen und die Reduktion der Kernzahl in diesen Cysten von *Amoeba gigantea* als eine Art von Reorganisationsprozesse zu deuten sind, damit wird nach Störung und Stillstand im Teilungsprozesse der normale einkernige Zustand und das Gleichgewicht zwischen Kern und Protoplasma angestrebt und höchstwahrscheinlich auch hergestellt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Herrn Prof. Caullery an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen zu dürfen für seine Liebenswürdigkeit während meiner Arbeit in seinem Institute.

4. *Amoeba Gjorgjevići* spec. nov.

Die wichtigste Tatsache, welche Vahlkampf (1904) [1] im Teilungsprozesse seiner *Amoeba limax* feststellen konnte, war, wie bekannt, daß es Vahlkampf gelungen ist, in der Kernteilungsfigur einer Amöbe ganz klar zwei färbbare Substanzen zu unterscheiden: die erste in der Äquatorialplatte, welche von drei unzweideutigen Chromosomen gebildet wird, und die zweite, in den sog. Polkörpern auf jedem Pol der Lininteilungsspindel. Die unerwartete Entdeckung von Vahlkampf hat eine Reihe von Untersuchungen über Kernteilungsprozeß der Amöben hervorgerufen. Dieselben stellten eine Fülle von sehr wichtigen Tatsachen fest. Es blieb aber doch die Lösung einer sehr wichtigen Frage übrig, nämlich: wie eine Mitose aus der Promitose entsteht? Vom ersten Augenblick an war es klar, daß die Polkörper in der Promitose den prinzipiellen Unterschied zwischen zwei Teilungsarten darstellen. Wie aber diese Ge-

[1]) Vahlkampf, E.: Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Amoeba limax*. Arch. f. Protistenk. Bd. 2.

bilde verschwinden, um eine Mitose zum Vorschein kommen zu lassen, ist bisher nicht festgestellt worden.

Ich war, im Sommer 1912, der erste, dem es geglückt ist, dies bei einer schönen, großen Amöbe zu sehen, welche ich aus organischem Detritus in Topčider, in der Umgebung von Belgrad, kultivieren konnte. In einer Arbeit in serbischer Sprache habe ich unter anderem auch diese Amöbe beschrieben und als *Amoeba Gjorgjevići* bezeichnet, nach dem Namen des Herrn Prof. Gjorgjević. Außer der gewöhnlichen Teilung habe ich bei dieser Amöbe auch noch jugendliche Teilungen finden können, ferner Stadien der Cystenbildung mit einer Reduktion der Kernzahl wie bei *Amoeba Hertwigi* und *Amoeba gigantea*. In meiner ausführlichen Arbeit werde ich auf all diese Stadien des Zeugungskreises der Amöbe näher eingehen.

Der Ruhekern von *Amoeba Gjorgjevići* ist ein typischer Bläschenkern, wie er bei vielen Amöben und anderen Protozoen bekannt ist. Den größten Teil des Kernraumes, der von einer Kernmembran protoplasmatischer Herkunft begrenzt wird, nimmt der kugelige Binnenkörper oder das Caryosom ein. Um ihn ist ein wohl entwickelter Außenkern zu sehen, mit einem feinen Lininnetz und mit dem Außenchromatin in Form feiner Körnchen.

Die Kernteilung zeigt, daß unter dem mit Eisenhämatoxylin tief schwarz gefärbten Caryosom sich ein Lininkugelgebilde findet, wie dies auch bei vielen Amöben nach meiner Erfahrung der Fall ist. Ich übergehe hier einige vorhergehende Stadien, um gleich auf das in Fig. 1 dargestellte einzugehen. Wie man sieht, findet sich in der Mitte des sehr stark aufgequollenen Kerns eine schon fertige promitotische Teilungsfigur im Stadium der Tochterplatten, mit einer sehr deutlichen Lininspindel und den färbbaren Polkörpern an jedem Pol derselben. Der Außenkern hat immer sein netzförmiges Ruheaussehen. Man sieht das Körnchenmaterial überall zerstreut und dabei vier große, tief schwarz gefärbte Körper.

Die Fig. 2 stellt ein weiter fortgeschrittenes Stadium dar. Die chromatischen Tochterplatten sind schon an die betreffenden Lininspindelpolen gelangt. Die früher mächtigen, mit Eisenhämatoxylin tief schwarz färbbaren Körper sind viel kleiner und nur in Dreizahl. Die den Polkörpergebilden entsprechenden Körper sind auf kleinste Körnchen vermindert und erinnern an sog. Centriole. Höchstwahrscheinlich sind die Centriolen bei vielen Protozoen häufig Gebilde dieser Herkunft.

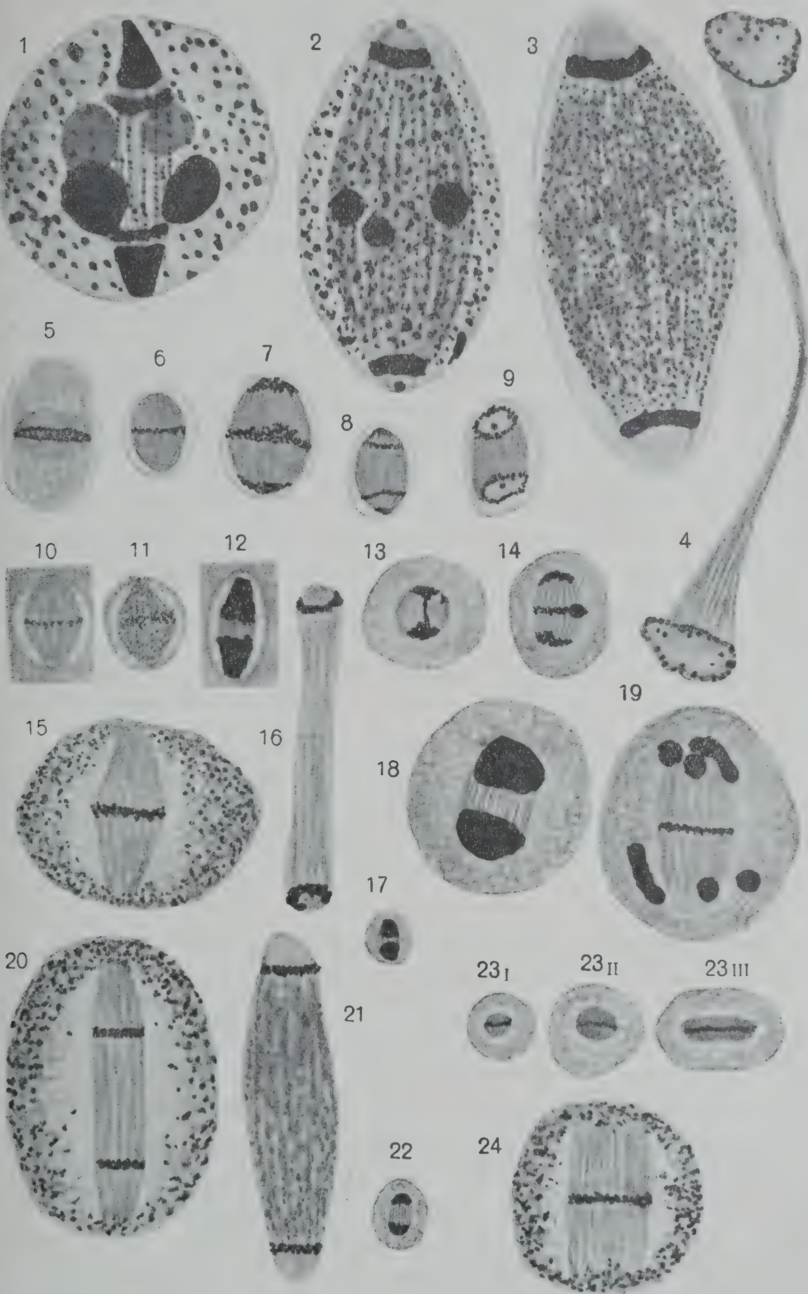
Das beweist das Stadium der Fig. 3. Die „Centriolen“ sind gänzlich verschwunden. Der ganze Außenkern ist endgültig in die Tochterspindel eingetreten. Das körnige, färbbare Material ist in Resorption begriffen.

Fig. 4 zeigt sein endgültiges Schicksal. Die Tochterkerne erhalten vom Mutterkern nur die färbbare Substanz, die im Chromatin der Tochterplatten enthalten ist. Auf dem Wege direkter Beobachtung läßt sich also feststellen, daß die promitotische Kernteilung in die mitotische sich umwandelt, indem das färbbare Material, welches in der Promitose die sog. Polkörper bildet, hier während jedes Teilungsprozesses zerfällt und resorbiert wird.

In der ausführlichen Arbeit werde ich die Gelegenheit haben, meinen Standpunkt zu den hier festgestellten Tatsachen näher begründen zu suchen. An dieser Stelle mögen einige Bemerkungen genügen.

Vor allem glaube ich hervorheben zu müssen, daß die Mitose der Promitose gegenüber in erster Linie als ein Reorganisationsprozeß zu betrachten ist, nämlich: als ein Reorganisationsprozeß der färbbaren Substanzen des Kernes. Es ist nicht ausgeschlossen, daß dabei die Substanzen vom Kern an das Protoplasma abgegeben werden, welche vielleicht nicht weiter auf dem Wege einer Osmose durch die Kernmembran passieren können. Die über diese Frage herrschenden biochemischen Anschauungen scheinen sehr gut mit diesem Befund, der auf morphogenetischem Wege erhoben wurde, übereinzustimmen.

Auch die Frage über die Natur der Nucleolen der Metazoenzellen scheint erst mit dieser Feststellung in das richtige Licht gerückt. Der Resorption der färbbaren Substanz der Polkörper der Protozoenzelle gegenüber steht höchstwahrscheinlich jene der Nucleolen der Metazoenzellen. In einer Arbeit, die in serbischer Sprache erschienen ist, habe ich auch in den Metaphytenzellen (*Phaseolus multiflorus*, *Phaseolus vulgaris* und *Lupinus albus*) ähnliche Andeutungen zur Promitose finden können, worüber an anderer Stelle noch berichtet werden soll. Wie die Frage über die Herkunft des Heterochromosoms mit diesen Verhältnissen im Zusammenhang steht, wird noch später ausführlich zu begründen sein. An dieser Stelle möchte ich nur noch bemerken, daß viele vermeintliche Mitosen der Metazoenzellen nichts anderes als Promitosen sind, weil ihre Teilungsfigur neben dem Chromatin der Äquatorialplatte auch noch ein zweites färbbares Material enthält, welches jenem der Polkörper analog zu setzen ist.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23 I
23 II
23 III
24

5. *Amoeba proteus* (Pall.).

Die *Amoeba proteus* stellt den typischen Vertreter der echten Amöben dar, doch ist das, was wir über diese Amöbe bis jetzt wissen, bei weitem kein guter Anfang für Untersuchung ihrer Entwicklungsgeschichte. Indem ich die Resultate der bisherigen Untersuchungen über diese Amöbe außer acht lasse und meiner ausführlichen Arbeit vorbehalte, will ich an dieser Stelle im kurzen nur die wichtigsten Resultate eigener Untersuchungen zusammenfassen.

Wie bei einer Reihe von Amöben, habe ich auch bei *Amoeba proteus* jugendliche Teilungen finden können. Es war mir bis jetzt unmöglich ganz sicher festzustellen, welche Herkunft diese Formen besitzen. Einige Befunde in den Präparaten scheinen dafür zu sprechen, daß diese jugendlichen Stadien auf dem Wege der Schizogonie zustandekommen, wie ich es für *Amoeba verrucosa* festgestellt habe. Was die Teilungsart betrifft, so haben wir es bei jugendlichen Teilungen mit einer typischen Promitose zu tun, d. h. wir unterscheiden ganz sicher eine Lininteilungsspindel und zwei färbbare Substanzen, das Körnchenchromatin der Äquatorialplatte und das färbbare Material der Polkörper.

Diese jungen Amöben wachsen an und werden zu einer mittelgroßen, schönen Amöbe, welche sehr an *Amoeba vespertilio* oder an meine *Amoeba Gjorgjevići* und ähnliche Amöbenformen erinnert. Auf dieser Stufe teilt sich auch *Amoeba proteus*. Die Kernteilung erinnert prinzipiell an die Kernteilung bei meiner *Amoeba Gjorgjevići*. Die Promitose wandelt sich in eine Mitose um, indem das färbbare Material der Polkörper während jedes Teilungsprozesses resorbiert wird.

Ich habe nun in folgender Weise feststellen können, daß diese Form zu *Amoeba proteus* gehört. Vom organischen Detritus aus Topčider, in der Umgebung von Belgrad, genügte mir ein Teil des reichen Materials zur Anlage einer Zahl von Kulturen. Noch eine große Menge blieb nun übrig und diese beließ ich in zwei kleinen Aquarien, die mit frischem Wasser angefüllt wurden. Auch später habe ich für frisches Wasser gesorgt.

Eine Zeit lang gediehen meine ersten Kulturen gut, besonders eine. In dieser habe ich die genannte mittelgroße, schöne Amöbe schnell gefunden, sowie ihre Kernteilungsstadien. Plötzlich aber trat in dieser Kultur Depression auf und in einigen Tagen war mein kostbares Material verloren gegangen. Ich kehrte dann zum Material in den Aquarien zurück, wo ich eine ungemein große Menge

von kleinen Amöbchen fand. Auf den ersten Blick war es klar, daß wir es mit keiner *Limax*-Amöbe zu tun hatten, weil diese Amöbchen reichlich Pseudopodien aussandten. In neu angelegten Kulturen habe ich in einigen Tagen meine verloren gegangene, schöne Amöbe, sowie die Kernteilungsstadien wieder gefunden. Nach einigen Wochen wuchs diese Amöbe zur *Amoeba proteus* aus.

Wie gesagt, teilt sich im mittelgroßen Stadium *Amoeba proteus* prinzipiell wie meine *Amoeba Gjorgjevići*. Zu dieser Zeit hat sie einen typischen Bläschenkern. Dann aber zerfällt das mächtige Chromatincaryosom in viele, ganz deutliche Chromatinkörnchen. Das Lininnetz wird mehr spongiös. Die Chromatinkörnchen sind über seine Oberfläche unter der Kernmembran, um den ganzen Kern, verteilt. Diese Chromatinkörnchen sind ziemlich groß und kleinen Nucleolen ähnlich. So sehen diese Kerne den Großkernen der Ciliaten sehr ähnlich. Die Ähnlichkeit wird dadurch noch verstärkt, daß sich auch diese Kerne wie Großkerne der Ciliaten amitotisch und nicht mitotisch teilen. Der Kern verlängert sich und schnürt sich einfach in der Mitte durch. Diese Teilungsstadien sind sehr selten zu finden, als ob dieser Teilungsvorgang bei diesen Tieren nur eine Ausnahme wäre. Die Ursache hierfür liegt darin, daß wir es, höchstwahrscheinlich, mit Tieren in Teilungsstörung und Teilungssistierung zu tun haben.

Die Teilungsstörung kann auch zu einer früheren Zeit kommen, während die Tiere noch die Bläschenkernstufe haben. Nach der Kernteilung bleibt die Protoplasmateilung in diesen Fällen aus. Je mehr Teilungsschritte abgelaufen sind, um so größer ist die Zahl der Kerne in den Amöben. Zum normalen einkernigen Zustand kehrt ein solches Tier zurück, indem es durch Plasmotomie in so viel Amöben zerfällt als Kerne vorhanden sind. Es gibt aber noch einen anderen Weg, der zu einer besonderen Art der Encystierung führt.

Auf dem Wege einer inneren Knospung können sich die Protoplasmateile bei den mehrkernigen *Amoeba proteus* abschnüren und encystieren. Damit erhalten wir im ursprünglichen Muttertiere größere oder kleinere Cysten mit Kernen in Ein- oder Mehrzahl. Das übriggebliebene Protoplasma oder, besser gesagt, die Zwischenteile des Protoplasmas degenerieren zu einer strukturlosen Masse, in welcher die Cystenstadien eingebettet erscheinen.

Nun gibt es noch eine Fülle von Erscheinungen, bei welchen eine sichere Orientierung sehr schwer ist. Ich werde nur die wichtigsten Erscheinungen herausgreifen, während ich die endgültige

Klärung dieser komplizierten Vorgänge der ausführlichen Arbeit vorbehalte.

Es scheint, als ob nachträglich eine Plasmotomie in den großen Cysten mit der größeren Kernzahl zustandekommt, auf welche Art eine verschieden große Zahl von Enkelindividuen entsteht.

Einige unter ihnen sind außerordentlich kleine Zellen und erinnern sehr an Abortivzellen sowohl nach der Größe als auch nach der Zahl. Sowohl die großen als auch diese kleinsten Enkelindividuen sind überladen mit chromatoiden Körnern, wie dies die Cysten von Amöben in alten Kulturen immer zeigen. Manchmal ist es unmöglich, die Kerne von diesen chromatoiden Körnern zu unterscheiden, wenn die Präparate mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind. Man kann aber wohl annehmen, daß diese Stadien mehr oder weniger als Depressionszustände zu deuten sind.

In anderen Fällen ist das Bild weit regelmäßiger. Oft trifft man eine mittelgroße Cyste an, in welcher der Protoplasmakörper elliptisch in einer Richtung verlängert und in der Mitte mehr oder weniger eingebuchtet ist, als ob er in Zweiteilung begriffen wäre. Jede Protoplasmakörperhälfte enthält je einen Kern. Dann trifft man solche Stadien mit den Kernen in Teilung. Das Endresultat scheint ein Stadium mit je drei oder je vier Kernen in jeder Protoplasmahälfte zu sein. Zuletzt trifft man die Cysten mit je zwei Protoplasmakörperhälften und in jeder je einen Kern. Daneben je zwei oder drei kleine Abortivzellen, im ganzen vier oder sechs kleine Enkelindividuen neben einem großen, welches aussieht, als wäre es in Teilung begriffen. Die Verhältnisse erinnern an jene bei der Richtungskörperbildung bei Metazoen. Der Eindruck wird noch dadurch verstärkt, daß es den Anschein hat, als ob jene zwei große, nicht ganz aufgeteilte Zellen von neuem verschmelzen und auch ihre Kerne sich ganz eng aneinander anlegen. In dem bisher untersuchten Material habe ich eine Caryogamie dieser Kerne nicht finden können. Doch scheint sie nicht ausgeschlossen, weil ich in Präparaten vollkommen gleiche Amöben mit nur einem Kern frei umherkriechend finden konnte.

Es sei mir gestattet, noch einige Bemerkungen den obigen Tatsachen zuzufügen. Wie gesagt, scheint es sehr wahrscheinlich, daß wir in den oben erörterten Erscheinungen es immer nur mit Teilungsstörungen bei *Amoeba proteus* zu tun haben. Nach meinem Eindruck sind die großen Formen, welche bisher vor allem als typische Formen von *Amoeba proteus* aufgefaßt sind, Formen, welche vielleicht zum großen Teil die Teilungsfähigkeit verloren

haben. Deswegen werden sie eine Zeit lang immer größer. Deswegen teilen sie sich amitotisch statt mitotisch oder wenigstens promitotisch. Deswegen sind sie zuletzt auch im Teilungsprozesse nur sehr selten zu finden. Die Ähnlichkeit der Kerne dieser Tiere mit Großkernen der Ciliaten zeigt gleichzeitig die Grenzen, in welchen diese Kerne noch lebensfähig sein können. Solche Amöben sind analog zu setzen Ciliatenzellen, welche nur die Großkerne, ohne die Reserve der Kleinkerne, gehabt hätten.

Die Cystenstadien verstärken diese Anschauung noch. Die erste Reihe würde der Schizogonie angehören müssen. Die zweite aber wäre vielleicht als erste Anfänge von Sexualitätsvorgängen zu deuten. In diesem Fall hätten wir es wahrscheinlich mit den ersten Stufen der Abortivzellenbildung zu tun, wie bei den Eizellen der Metazoen während der Periode der Richtungskörperbildung. In Hinblick auf die Sexualitätsfrage bei Amöben wäre dann bei *Amoeba proteus* eine sehr primitive Stufe vorhanden, vielleicht eine nicht ganz regelmäßige Autogamie. Damit wäre es klar, warum die Sexualitätsvorgänge bei dieser Amöbe so schwer zu finden waren.[1])

6. *Amoeba Maasi* spec. nov.

Diese Amöbe kultivierte ich im Frühjahr 1912, während meiner Arbeiten im Zoologischen Institut zu München. In Dankbarkeit und Verehrung für den leider nur zu früh verstorbenen Prof. Otto Maas nannte ich sie *Amoeba Maasi.* Es sei ein Zeichen meiner Erinnerung an den Mann, welcher mir sowohl ein Lehrer, als auch ein unvergeßlicher, älterer Freund war.

Die Kernteilung von *Amoeba Maasi* besteht eigentlich in der Bildung der Teilungsfigur ihres Caryosoms, d. h., daß das Caryosom während der Kernteilung die eigentliche Teilungsfigur im großen und ganzen bildet.

Unter dem färbbaren Teile des Caryosoms findet sich eine Kugel der Lininsubstanz, welche nach dem Zerfall und Auflösung des größten Teiles des färbbaren Materials des Caryosoms sichtbar wird. Diese Lininkugel bildet jetzt eine mehr oder minder ausgesprochene Spindel, in deren Äquator die Chromatinkörnchen als eine deutliche Äquatorialplatte sich anordnen. Damit sieht man

---

[1]) Nachträglich habe ich gefunden, daß die mittelgroßen Tiere mit Bläschenkernen sich auch encystieren können und daß diese Cysten als Schizogoniecysten aufzufassen sind, da man nach der Kernvermehrung die Stadien der Zerfallsteilung findet, wodurch eine kleinere oder größere Zahl junger Amöben entsteht.

ganz deutlich, daß das Caryosom wie ein vollständiger Kern sich verhält und wie ein echter Kern auch das Kernchromatin enthält und eine mitotische Teilungsfigur auf dem Stadium der Äquatorialplatte zu bilden imstande ist.

Während aller dieser Veränderungen an dem Caryosom verbleibt der Außenkern gänzlich in Ruhe. In dieser Weise erhalten wir ein Bild, wo das ursprüngliche Caryosom eine typische Mitose im Stadium der Äquatorialplatte gebildet hat, während der Außenkern um diese noch immer sein ruhiges Aussehen und netzartige Verteilung behält.

Im darauffolgenden Stadium tritt auch der Außenkern in den Teilungsprozeß ein. Den nachträglichen Eintritt des Außenkernlinins in die Teilungsspindel sieht man dadurch ganz deutlich, daß eine Zeitlang zwei Lininspindel deutlich zu unterscheiden sind: eine innere Spindel, jene der Lininkugel des Caryosoms, und eine äußere, die Spindel des Außenkernlinins (Fig. 5).

Wenn ich jetzt das wichtigste Tatsächliche resümieren will, steht der Sachverhalt wie folgt: das Caryosom bildet während der Teilung eine vollständige mitotische Teilungsfigur, d. h., daß das Caryosom die beiden wichtigsten Substanzen des Kernes: die idiogenerative, das Chromatin, und die lokomotorische, das Linin, enthält; der Außenkern besteht nur aus dem Linin, welches nachträglich in Form einer äußeren Spindel in die Teilungsfigur eintritt.

Indem nachher jeder Unterschied zwischen den beiden Spindeln verschwindet, erhalten wir eine einheitliche Lininspindel und die weitere Teilung bei *Amoeba Maasi* geht nach dem bekannten Schema vor sich.

7. *Amoeba Caulleryi* spec. nov.

Die *Amoeba Caulleryi* kultivierte ich am Ende des Jahres 1917, im Institut des Herrn Prof. Maurice Caullery (Paris). Zu Ehren des bekannten Protozoenforschers Prof. Caullery benenne ich diese Amöbe nach ihm, in Dankbarkeit für sein liebenswürdiges Entgegenkommen während meiner Arbeit in seinem Institute.

Wegen der unbedeutenden Größe dieser Amöbe war es nicht möglich, bei ihrem Teilungsprozesse die bei *Amoeba Maasi* beschriebenen Einzelheiten unterscheiden. Darum beginne ich gleich mit der fertigen mitotischen Teilungsfigur, die in Fig. 6 wiedergegeben ist. Wie deutlich zu sehen ist, haben wir es hier mit einer typischen Mitose im Stadium der Äquatorialplatte zu tun. Es

ist kein anderes färbbares Material außer des Äquatorialplattenchromatins zu sehen.

Neben diesen unzweideutigen Mitosen finden sich aber auch die Teilungsstadien, welche an beiden Polen der Lininspindel mehr oder minder noch die zweite färbbare Substanz enthielten und sehr an die Promitose erinnerten (Fig. 7). Das Schicksal dieses färbbaren Materials war sehr leicht zu verfolgen: dieses Material löst sich nach und nach auf und unterliegt der vollständigen Resorption (Fig. 8 u. 9). Auf diese Weise erhalten die Tochterkerne vom Mutterkerne wieder nur das Chromatin der Tochterplatten, wie es der Fall bei der eigentlichen Mitose ist. Nach diesen Befunden aber kann man sagen, daß auch bei *Amoeba Caulleryi* die Promitose in die Mitose sich umwandelt, indem die färbbare Substanz der Polkörper während jedes Teilungsprozesses nach und nach resorbiert wird. Wenn diese Resorption schneller vor sich geht, haben wir gleich eine typische, echte Mitose. Wenn aber aus irgendwelcher Ursache eine Störung und Verzögerung des Resorptionsprozesses eintritt, haben wir mit mehr oder minder ausgesprochenen promitotischen Teilungsstadien zu tun.

Besonders ein weiterer Befund scheint mir im Sinne einer Verlangsamung des Resorptionsprozesses deutlich zu sprechen. Neben den beschriebenen, normalen Teilungsstadien, die als echte Mitosen oder als Stadien mit mehr oder minder promitotischen Merkmalen zu deuten sind, fand ich in meinen Präparaten von *Amoeba Caulleryi* auch anormale, pathologische Promitosen. Mit genug Grund kann man annehmen, daß die Teilungsstörungen bei *Amoeba Caulleryi* manchmal so tief sein müssen, daß sogar die Stadien einer pathologischen Promitose statt normaler Mitose zum Vorschein kommen können.

Neben der Zweiteilung der adulten Formen fand ich auch die allerkleinsten Individuen, die in Zweiteilung begriffen waren. Daß wir hier wirklich mit derselben Spezies zu tun haben, beweist neben demselben Aussehen auch derselbe Kernteilungsmodus dieser unerwachsenen Amöbchen. Da aber diese so kleinen Formen nur als jugendliche Stadien von *Amoeba Caulleryi* aufzufassen sind, ist es ohne weiteres klar, warum die Teilungen dieser Stadien als jugendliche Teilungen zu bezeichnen sind.

In meiner ausführlichen Arbeit werde ich die Bedeutung dieser Erscheinung näher besprechen. Hier sei nur erwähnt, daß diese jugendlichen Teilungen dieselbe Bedeutung wie bei *Amoeba verrucosa* haben mögen.

8. *Amoeba Mulsowi* spec. nov.

Diese Amöbe habe ich im Frühjahr 1912 kultiviert, während meiner Arbeit im Münchener Zoologischen Institute. Zur Erinnerung an meinen lieben, auf dem Schlachtfelde im Jahre 1914 gefallenen Freund, Dr. Walter Mulsow, benenne ich sie *Amoeba Mulsowi.*

Es war sehr leicht diese Amöbe zu identifizieren. Sie hat ein so klares, hyalines Protoplasma, daß man sie auf den ersten Blick erkennen kann und es besteht keine Gefahr, sie mit einer anderen Amöbenart zu verwechseln.

Die Kernteilung von *Amoeba Mulsowi* ist auch eine mitotische. Doch fanden sich ebenso die Anklänge der promitotischen Teilung und ausnahmeweise sogar einige Male auch Stadien echter Promitose vor.

Die erste Veränderung zu Beginn des Teilungsprozesses findet auch hier am Caryosom statt. Sein färbbarer Teil löst sich nach und nach auf und zuletzt bleiben nur die Chromatinkörnchen übrig. Die ganze Lininsubstanz des Kernes scheint gleichzeitig in den Teilungsprozeß einzutreten, da immer nur die einheitliche Spindel im Stadium der Äquatorialplatte zu finden war, wodurch eine typische mitotische Kernteilungsfigur zustandekam (Fig. 10).

Doch wurden auch die unzweideutigen Merkmale der Promitose in einigen Fällen sicher festgestellt, indem manche Spindel in ganz gut differenzierten Präparaten neben der färbbaren Substanz der Äquatorialplatte noch ein feinkörniges, färbbares Material, welches über die Lininfasern der Spindel verteilt war, erkennen ließen; dieses Material fand sich in ausgesprochener Resorption begriffen (Fig. 11).

Nur mit der Annahme einer sehr tief gestörten oder, besser gesagt, gänzlich sistierten Resorption, kann man das echte promitotische Stadium in Fig. 12 erklären. Auf diese Weise aber können wir uns bei *Amoeba Mulsowi* auch überzeugen, daß die Mitose sich aus der Promitose entwickelt, indem das Polkörpermaterial der Promitose einer Resorption während jedes Teilungsprozesses unterliegt. Wenn dieser Resorptionsprozeß aus irgendwelcher Ursache verlangsamt oder sistiert wird und gänzlich ausbleibt, haben wir statt der normalen, gewöhnlichen Mitose eine mehr oder minder ausgesprochene Promitose vor uns.

9. *Amoeba vespertilio* (Pénard).

Ein glücklicher Zufall hat es gefügt, daß ich mit möglichst großer Wahrscheinlichkeit die von mir untersuchte Amöbe mit Doflein's *Amoeba vespertilio* identifizieren kann. Als Doflein nach Freiburg im Frühsommer 1912 übersiedelte, blieb an einem Fenster im Gang vis-à-vis seines Arbeitszimmers im Münchener Institute ein etwa zwei Liter großes Glas, für welches Doflein selbst mir gelegentlich sagte, daß es seine ehemalige Kultur von *Amoeba vespertilio* war. Doflein hat seine alte Kultur lange Jahre hindurch gehalten und immer für frisches Wasser gesorgt. Als er nach Freiburg fortging und als ich sein verlassenes Glas zufälligerweise eines Tages bemerkte, war das Wasser schon über die Hälfte verdunstet. Ich goß frisches Wasser voll auf, in der Hoffnung, daß ich *Amoeba vespertilio* vielleicht erhalten werde. Bald trat in meiner Kultur eine Unmenge kleiner Amöben auf, die nach und nach zu *Amoeba vespertilio* auswuchsen. Leider mußte ich nach Belgrad zurückkehren, als meine Kultur ungemein reich an Tieren wurde. Ich nahm sie also mit. Leider ging sie während der Fahrt durch die Julihitze zugrunde und es blieben mir nur einige Dutzende Präparate, die ich in München gemacht hatte. Glücklicherweise waren die Tiere in voller Lebenskraft und so habe ich auch in diesem beschränkten Materiale alle Kernteilungsstadien mehrmals finden können, so daß ich die Resultate der Doflein's Untersuchungen in mancher Hinsicht ergänzen kann.

Die Kernteilung bei *Amoeba vespertilio* besteht auch in der Bildung einer vollständigen Teilungsfigur des Carysoms ihres Kernes. Es sei der ausführlichen Arbeit vorbehalten, in alle Einzelheiten einzugehen. An dieser Stelle will ich nur die wichtigsten Stadien in kurzem zur Darstellung bringen.

Wie in Fig. 13 u. 14 zu sehen ist, macht das Caryosom auch hier eine typische promitotische Teilungsfigur mitten im Außenkerne, der noch immer sein ruhiges Aussehen behält. Später zerfällt das färbbare Material der Polkörper in eine Unmenge feiner Körnchen, die sich über den Außenkern verteilen. Unterdessen bildet der Rest des Caryosoms — seine Linin- und Chromatinsubstanz — eine typische Mitose im Stadium der Äquatorialplatte (Fig. 15). Die folgenden Stadien zeigen klar, was mit dem Polkörpermaterial geschieht. Nach und nach wird es resorbiert und die Tochterkerne erhalten vom Mutterkern auch bei *Amoeba vespertilio* nur ein färbbares Material, das Körnchenchromatin (Fig. 16). Damit wird auf

dem Wege der direkten Beobachtung vollauf bestätigt, was ich in einer Arbeit in serbischer Sprache vor Jahren geschrieben habe, nämlich: daß Doflein vor mir und meiner *Amoeba Gjorgjevići* denselben Prozeß vor sich gehabt hat, nur die wichtige Erscheinung nicht richtig erkannt und gedeutet hat.

Neben der gewöhnlichen Zweiteilung habe ich bei *Amoeba vespertilio* noch die Cystenstadien und Schizogonie wie Doflein und die jugendliche Teilung gefunden.

Schon unter den beschriebenen Kernteilungsstadien kommen starke Größenunterschiede zum Vorschein. Es ist leicht dies zu erklären: die so verschieden großen Kerne und ihre Teilungsstadien entsprechen den verschiedenen Altersstadien und folglich den verschiedenen Größen der betreffenden Tiere. Wie gesagt, meine Kultur war früher zugrunde gegangen, ehe sie den adulten Zustand völlig erreicht hat. Darum sind mir meistens mehr oder minder jugendliche Stadien zur Verfügung geblieben. Doch habe ich auch viel jüngere Tiere in Teilung gefunden (Fig. 17). Es ist ausgeschlossen, daß wir mit einer anderen Amöbenart zu tun hätten, weil alle Übergangsformen bis zu dem adulten Zustand gefunden wurden und auch die Kernteilung ist immer dieselbe, wie bei den adulten Tieren, gewesen.

10. ***Amoeba Joannovići*** **spec. nov.**

Diese Amöbe habe ich aus dem Plankton der Sava (bei Belgrad) im Herbst 1912 gezüchtet. Ich taufe sie *Amoeba Joannovići*, zu Ehren meines lieben und sehr geehrten Freundes, Herrn Dr. Georg Joannović, früher Professor an der Medizinischen Fakultät der Wiener Universität, jetzt Professor an der Universität in Belgrad.

Die *Amoeba Joannovići* zeigt viel Ähnlichkeit mit meiner *Amoeba Gjorgjevići* und *Amoeba vespertilio* sowohl im Aussehen als auch in Hinblick auf den Kernteilungsprozeß. Doch sind auch genügende Unterschiede in der Größe, sowie in der Form der Kernteilungsfigur vorhanden, um eine gute Art aufstellen zu können.

Die Kernteilung bei *Amoeba Joannovići* besteht auch in erster Linie in der Bildung einer vollständigen Teilungsfigur des Caryosoms. Zuerst ist es eine Promitose (Fig. 18), welche in eine Mitose sich umwandelt, indem eine chromatische Äquatorialplatte gebildet wird und das färbbare Material der Polkörper nach und nach zerfällt (Fig. 19). In dieser Weise erhalten wir eine typische mitotische Teilungsfigur des Caryosoms inmitten des Außenkernnetzes, über

welches das Körnchenmaterial der Polkörper zerstreut ist (Fig. 20). Wenn auch später der Außenkern in die Teilungsfigur eintritt und wir so eine einheitliche Spindel erhalten, unterliegt das Körnchenmaterial der Polkörper doch gänzlich der Resorption, so daß in die Tochterkerne nur eine färbbare Substanz vom Mutterkern, das Chromatin der Tochterplatten, eintritt (Fig. 21).

Die jugendliche Teilung geht bei *Amoeba Joannovići* in derselben Weise vor sich, wodurch ein zwingender Beweis gegeben wird, daß wir es mit derselben Amöbenart zu tun haben (Fig. 22).

11. *Amoeba iuvenalis* spec. nov.

Die *Amoeba iuvenalis* habe ich aus dem Pflanzendetritus aus Topčider (Umgebung Belgrads) im Jahre 1922 kultiviert. Ich bezeichne sie als *Amoeba iuvenalis*, da ich bei dieser Amöbe besonders deutlich eine Reihe jugendlicher Teilungsschritte beobachten konnte, bevor sie den adulten Zustand erreichte und die Teilungen der adulten Tiere eintraten.

Da ich an Präparaten sorgfältig immer das Datum, an welchem sie hergestellt wurden, bezeichnete, kann ich ihr Alter genau angeben. Im großen und ganzen konnte ich nach der Zeit, wo die Präparate gemacht wurden, und nach der Größe der Tiere in den Präparaten, vier Generationen unterscheiden: drei erste jugendlichen und die vierte adulte.

Die jugendlichen Teilungen von *Amoeba iuvenalis* erinnern sehr an die Teilung von *Amoeba Maasi.* Wie bei *Amoeba Maasi* kann man auch hier den Zerfall und die Auflösung des Polkörpermaterials nur erschließen, nicht aber wie bei der Mehrheit der hier beschriebenen Amöben direkt beobachten. Wie bei *Amoeba Maasi* haben wir hier dieselbe Erscheinung, daß das Caryosom allein, inmitten des Außenkernes, eine typische Mitose im Stadium der Äquatorialplatte bildet (Fig. 23 I, 23 II, 23 III).

Nach der Periode der jugendlichen Teilungen, während welcher die Tiere immer größer werden, kommt der adulte Zustand. Er ist neben der maximalen Größe der erwachsenen Tiere noch dadurch charakterisiert, daß solche Tiere im Bau und Aussehen des Protoplasmakörpers nach und nach sich tief verändern. Während derselbe bisher fein granuliert war, wird er jetzt immer gröber granuliert und stark vakuolisiert. Die erwachsenen Tiere sind geradezu Riesentiere den jugendlichen gegenüber und erinnern sehr an *Amoeba Gjorgjevići, Amoeba vespertilio, Amoeba Joannovići* und andere ähnliche Amöben.

Ebenso verhält sich die Kernteilung dieser erwachsenen Formen ähnlich jener der genannten Amöben (Fig. 24). Nach dem Gesagten über die Kernteilung der vorhergehenden Amöben ist ohne weiteres klar, was für eine Kernteilung wir hier vor uns haben. Es liegt also wieder ein Fall vor, wo Promitose in Mitose sich umwandelt, indem das färbbare Material der Polkörper zerfällt und nach und nach während des Teilungsprozesses resorbiert wird.

Es ist auch ohne weiteres klar, in welcher Weise der Kernteilungsmodus von *Amoeba Maasi* und anderen ähnlichen Amöben über die jugendlichen Teilungen von *Amoeba iuvenalis* sich mit den Mitosen verbindet, in welchen die typische Resorption des Polkörpermaterials und die Umwandlung der Promitose in die Mitose zu beobachten ist.

Bakteriologisches Laboratorium des Gesundheitsministeriums
des Königreiches S. H. S.

(Aus dem Meeresbiologischen Privatlaboratorium.)

Strombidium mucotectum nov. spec.

Von

Dr. med. et phil. **Werner Busch** (Hamburg).

(Hierzu 2 Textfiguren.)

Die bisher beschriebenen Strombidium-Arten des Meeres zeigten meist eine mehr oder weniger ausgeprägte und verschieden strukturierte Pellicula. Im Oberflächenwasser der Reede von Cheribon (Javasee) konnte ich eine Strombidiumart feststellen (1), deren Oberfläche zum überwiegend größten Teil aus einer, an der breitesten Stelle $^1/_{10}$ des Körperdurchmessers (3,5 μ) dicken, anscheinend nicht zu konsistenten, mit verschieden dicken scholligen Körperchen durchsetzten und besetzten Schleimschicht umgeben war (Fig. A und B).

Strombidium mucotectum nov. spec. ist ohne Membranellen 133 μ lang, 35 μ breit; die Membranellen sind 14 μ lang. Das antapikale Ende ist konisch zugespitzt, aber überall von der Schleimschicht umgeben. Diese Hülle reicht bis zur Insertion der Membranellen und scheint sich dann in eine feine Pellicula oder sehr dünne Schleimschicht fortzusetzen. Ob sich unter der Schleimschicht noch eine Pellicula befindet, muß zweifelhaft bleiben. Das Ectoplasma ist nicht scharf vom Entoplasma getrennt. Es enthält zahlreiche durch Osmiumsäure sich schwärzende fette Öltropfen, wie sie bei marinen Strombidiumarten häufig angetroffen werden. Im aboralen Körperteil sind kristalloide Inhaltskörper zeitweise zu finden. Die Möglichkeit des Vorhandenseins von Trichocysten muß zugegeben werden. Anhaltspunkte habe ich dafür nicht finden können. Im

Entoplasma sind eine große Anzahl von Macronuclei vorhanden. Infolge der Überdeckung durch die Osmium-geschwärzten Fettropfen kann über die Zahl (anscheinend mindestens 20) der Macronuclei und besonders über das Vorhandensein von Micronuclei nichts gesagt werden. Erst die Untersuchung reichlicheren Materials kann darüber entscheiden, ob es sich bei diesen Kernen nicht um solche parasitischer Gymnodinien oder anderer Parasiten handelt. Immerhin sind von WULFF (3) bei *Strombidium strobilum* (LOHMANN) WULFF ebenfalls zahlreiche (bis 36!) gleichgeformte Kerne festgestellt worden. Aber auch bei *Strombidium strobilum* ist der Beweis, daß es sich um die Kerne des Strombidiums und nicht um Parasiten handelt, noch nicht erbracht.

Die adoralen Membranellen umsäumen in sehr flacher Spirale das Vestibulum, über dessen genauere Struktur ich nichts feststellen konnte. Daß die Schleimschicht nur zur Verbesserung der Schwebfähigkeit durch Verminderung des spezifischen Gewichtes dienen sollte, ist nicht besonders wahrscheinlich. Denn die Strombidien sind als schnell bewegliche Ciliaten leicht imstande, auch verhältnismäßig weite Strecken zurückzulegen. Als Schutzmaßregel gegenüber Angriffen räuberischer Ciliaten wäre die Hülle schon eher denkbar. Doch lehren meine Befunde von parasitischen Ciliaten (Suktorien) an Trichodesmiumfäden (2), durch deren bedeckende Schleimhülle die Saugtentakel anscheinend ohne wesentlichen Widerstand hindurchgedrungen waren, daß auch die Schutzwirkung nicht die Hauptaufgabe dieser Schleimhülle sein wird. Naheliegender dürfte schon die Erklärung sein, daß es sich hierbei um einen Schutz vor den in den Tropen recht häufigen plötzlichen Änderungen in der Salzkonzentration durch die Gewitterregen und die oft weit in See hinaus zu bemerkenden Einflüsse der gewaltigen Süßwasserzuflüsse handeln wird. Die hierbei ebenfalls eintretenden Änderungen in der Ionenzusammensetzung werden, unterstützt durch die hohe Temperatur (27,5 ° C), oftmals plötzliche Auflockerungen von dünnen Zellmembranen, dünner Pellicula und der äußeren Ectoplasmagrenzschicht hervorrufen, denen nicht jeder einzellige Organismus sich in gleicher Schnelligkeit anpassen können wird. Zahlreiche marine Strombidium-Arten sind als für plötzliche Umweltänderungen besonders empfindlich schon lange bekannt. Sie weisen meist eine auffallend kräftig entwickelte Pellicula auf. Dieser vielen Strombidium-Arten eigentümliche Besitz von einer kräftigen Pellicula steht nach meinen Beobachtungen gleichzeitig in irgendeiner Beziehung zu dem Vorhandensein von Fettropfen in oft reichlicher

Menge bei den Strombidien im Gegensatz zu den meisten Sphärotrichien und Tintinnoideen. Die Schleimschicht von *Stromb. mucotectum* mag nun ähnlich wie die starke Pellicula diese Ciliaten vor den schädlichen Einwirkungen plötzlich veränderter Ionenkonzentration und auch Ionenzusammensetzung des Wassers der obersten Wasserschichten sowie gleichzeitig der gefährlichen permeabilitäts-

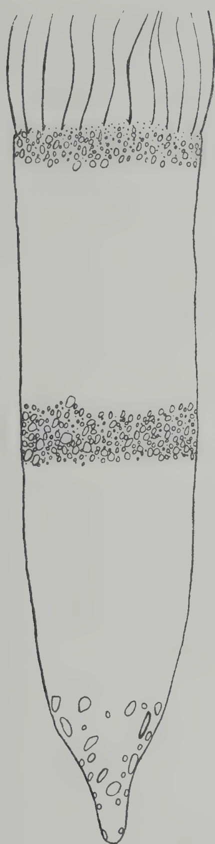


Fig. A.

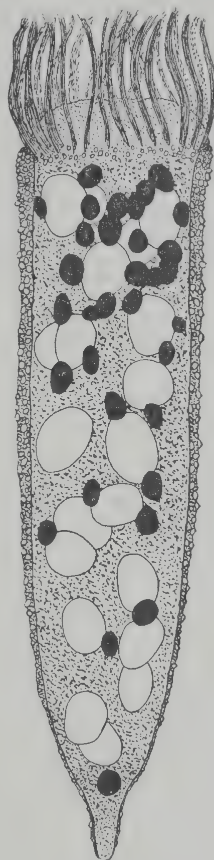


Fig. B.

steigernden Wirkung der hohen Temperatur schützen. Eine ähnliche Bedeutung scheinen mir die auffallend häufig in diesen Meeresgebieten anzutreffenden Diatomeen (Discoideae) zu haben, deren Schalen in einen Schleimklumpen eingebettet sind. Auch die Schleim(Gallert)-Hülle der Trichodesmiumfäden mag physikalisch-chemisch als Schutzmittel viel eher zu verstehen sein als als Mittel zur Verringerung des spezifischen Gewichtes, die hierbei natürlich

gleichzeitig von Nutzen ist. Die quantitative Diatomeenarmut tropischer Meeresgebiete und der zeitweilige Schizophyceen- und Peridineen-Reichtum erhält vielleicht hierdurch eine neue, natürlich niemals allein ausschlaggebende Bedeutung.

Literaturverzeichnis.

1) W. Busch (1923): Über Tintinnoideen des indischen Ozeans. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. Bd. 28.

2) — (1923): Studien über das Kleinplankton tropischer Meeresgebiete. I. Zur Kenntnis des Kleinplanktons der Guineaströmung. Mitteil. Meeresbiol. Privatlab. v. W. Busch, Hamburg.

3) A. Wulff (1916): Über das Kleinplankton der Barentssee. Wiss. Meeresunters., Abtlg. Helgoland, Bd. 13 Heft 1.

Istituto di Zoologia della R. Università di Firenze.

Gli Attinomissidi.

Morfologia — Sviluppo — Sistematica.

Di

Leopoldo Granata.

(Con 36 figure nel testo, 3 schemi e 5 tavole.)

Indice.

Introduzione.

Le conoscenze fin'ora acquisite sulla struttura e la biologia degli Attinomissidi, per quanto frammentarie, sono indiscutibilmente tali da richiamare l'attenzione su questi interessanti e strani

organismi: per la singolarità dei fenomeni evolutivi che essi presentano, e per l'importanza che la conoscenza di questi può avere per la soluzione dei tanti controversi problemi dello sviluppo dei Cnidosporidi.

Tuttavia le conoscenze attuali, a causa della difficoltà che presenta la ricerca del materiale, sono basate su un numero ristrettissimo di osservazioni.

Di queste mi limiterò a fare quì un breve cenno, giacchè una rassegna storica completa fino al 1910 si trova nella ben nota Monografia di AUERBACH, e, dopo di allora, ben poco si è aggiunto alla ristretta bibliografia.

La scoperta degli Attinomissidi è dovuta a STOLC (1889)[1]), che descrisse tre specie, appartenenti a tre generi diversi (*Synactinomyxon tubificis* ST., *Hexactinomyxon psammoryctis* ST., *Triactinomyxon ignotum* ST.), senza fornire peraltro alcun dato relativo allo sviluppo. STOLC rilevò tuttavia la simmetria ternaria delle spore, riunite nel numero costante di otto in una cisti; interpretò esattamente la natura cellulare dell'involucro sporale, costituito da tre cellule con appendici caratteristiche dei vari generi, e da tre capsule polari con filamento devaginabile; definì esattamente come „tessuto germinale“ la massa protoplasmatica plurinucleata contenuta nelle spore, che può uscire dall'involucro e presentare un movimento ameboide.

Le prime ricerche sulla struttura e lo sviluppo degli Attinomissidi sono quelle di CAULLERY e MESNIL (1905) su *Sphaeractinomyxon stolci* C. e M. e quelle — quasi contemporanee — di LÉGER su *Triactinomyxon ignotum* ST.

Il lavoro di CAULLERY e MESNIL è fondamentale. Per quanto esso sia incompleto, come non poteva non essere, data la difficoltà di interpretare strutture complicatissime su materiale poco adatto e, per di più, limitato, esso rappresenta una solida base sulla quale è possibile costruire senza nulla distruggere.

Riassumerò brevemente i dati relativi allo sviluppo di *Sphaeractinomyxon stolci*.

Lo stadio più precoce è rappresentato da un elemento binucleato dal quale prendono origine 4 cellule; di queste: due formano un involucro contenente le altre due che, per divisioni successive, danno origine ciascuna a 8 cellule (gameti) di dimensioni diverse. Per riunione a due a due di tali anisogameti si formano 8 zigoti,

---

[1]) Il lavoro di STÒLC, al quale è opportuno riferirsi, è del 1899.

e cioè 8 sporoblasti. Ogni sporoblasto dà origine a 7 cellule, delle quali: 6 sono destinate a formare l'involucro della spora (tricellulare) e le capsule polari; una — di dimensioni maggiori delle altre — è destinata a dare origine al „tessuto germinale". Le 8 cellule germinali si distaccano dalle cellule dell' involucro e si addossano alla membrana cistica, dove si evolvono dando origine a masse plurinucleate che si risolvono in seguito in numerosi „sporozoiti". Solo a maturità le masse germinali penetrano negli involucri che, contemporaneamente, acquistano la loro struttura caratteristica e definitiva.

Nel 1912 Ikeda scoprì una nuova forma — gen. *Tetractinomyxon* — parassita celomico di un Sipunculide — e ne studiò il ciclo.

I caratteri più salienti del gen. *Tetractinomyxon* sono: la presenza di un doppio involucro sporale, e la presenza di un solo sporozoite binucleato. Tutti i costituenti della spora si sviluppano da uno zigote, e costituiscono — fino al termine dello sviluppo — una massa unica.

Tra il 1922 e il 1923, in alcune note preliminari, io ho dato la diagnosi di 3 nuove forme, una delle quali rappresenta il tipo di un genere nuovo (gen. *Neoactinomyxum*).

Lo studio dello sviluppo di queste forme, e particolarmente di *Sphaeractinomyxon gigas* Gr., che si è rivelata in modo speciale come un materiale di ricerca assai favorevole, mi ha permesso di mettere in evidenza fatti di notevole importanza, e di chiarire vari punti del ciclo fin' ora assai poco noti.

La speranza di potere compiere uno studio monografico sotto ogni punto di vista completo è stata frustrata dalla materiale impossibilità di trovare tutte le forme già conosciute: due specie, appartenenti a due generi diversi (gen. *Hexactinomyxon* e *Synactinomyxon*) rimangono completamente ignote per quanto riguarda lo sviluppo: di esse non si conosce — per le osservazioni di Stolc — che la morfologia della spora matura.

Si troveranno tuttavia radunati in questo lavoro tutti i dati che fino ad oggi si possiedono sugli Attinomissidi.

La divisione della materia del Cap. II, riguardante la morfologia e lo sviluppo, è stata fatta col criterio di radunare, in ogni paragrafo, i dati relativi ad ogni singola parte del ciclo: con lo scopo di fissare, di ogni parte, i caratteri più salienti; e questi si troveranno esposti, alla fine di ogni paragrafo, in un breve riassunto.

Lo studio citologico, esteso quanto è stato possibile, ha fornito dati interessanti: le strutture cellulari sono, in ogni forma, così

tipiche e costanti, da permettere di asserire che il solo esame di una cisti, in qualunque stadio, può fornire caratteri sufficenti per la determinazione.

Un capitolo speciale — il III° — è riservato alla discussione dei fatti.

Per quanto riguarda la parte sistematica è noto che STOLC, pur riconoscendo l'omologia delle capsule polari con le capsule polari dei Missosporidi, considerò gli Attinomissidi come Mesozoi (Diciemidi).

MRÁZEK (1900) li ravvicinò ai Missosporidi, e più precisamente al gen. *Ceratomyxa*, a causa dei prolungamenti delle spore. La scoperta, ulteriormente fatta (CAULLERY e MESNIL), di forme con spore senza prolungamenti, permette di negare senz' altro la legittimità di questo ravvicinamento.

LÉGER (1904) per primo ha espresso l'opinione che gli Attinomissidi debbano costituire „una famiglia distinta del gruppo dei Missosporidi (s. lato)".

CAULLERY e MESNIL (1904 a e 1905) hanno chiaramente stabilita la posizione sistematica del gruppo, considerandolo come „un gruppo speciale, equivalente ai Missosporidi ed ai Microsporidi", e definendo esattamente le sue affinità.

IKEDA (1912) vede, nella presenza di un germe binucleato, un carettere di grande rassomiglianza tra le spore di *Tetractinomyxon* e quelle dei Microsporidi e dei Missosporidi, e considera il gen. *Tetractinomyxon* come una forma di connessione tra Attinomissidi e Missosporidi, richiamando l'osservazione fatta da AWERINZEW (1908, tav. 8 fig. 18) della presenza, in *Ceratomyxa*, di spore anormali, che indicano l'esistenza, nei Missosporidi, di spore a simmetria ternaria anzichè binaria.

Lo stesso IKEDA propone la divisione del gruppo degli Attinomissidi in due sezioni: Simplicia e Multiplicia comprendenti l'una il solo gen. *Tetractinomyxon*, l'altra i gen. *Hexactinomyxon*, *Triactinomyxon*, *Synactinomyxon*, *Sphaeractinomyxon*.

DOFLEIN (1916, p. 1057), riferendo i dati di IKEDA, considera *Tetractinomyxon* come una forma di connessione tra Attinomissidi e Missosporidi domandandosise a dirittura non debba essere assegnata a quest' ultimo gruppo.

In realtà: per quanto riguarda il germe binucleato è evidente che i due nuclei dello sporozoite di *Tetractinomyxon* non sono omologhi dei due nuclei del germe ameboide dei Missosporidi. Per quanto riguarda la simmetria delle spore l'osservazione di AWERINZEW perde di valore quando si rammenti che in *Ceratomyxa truncata* THÉL.

si possono trovare (Parisi 1912, p. 290, fig. 5) spore non solamente a 3, ma anche a 4 valve.

Il gen. *Tetractinomyxon* si differenzia tuttavia dagli altri generi fin' ora noti per caratteri di struttura e di sviluppo tali da permettere di dividere gli Attinomissidi in due gruppi naturali e ben definiti, per cui, alla classificazione di Ikeda, deve essere sostituita la seguente:

1. Fam. *Haploactinomyxidae* n. fam.	Gen. *Tetractinomyxon*
2. Fam. *Euactinomyxidae* n. fam.	Gen. *Hexactinomyxon*
	„ *Triactinomyxon*
	„ *Synactinomyxon*
	„ *Sphaeractinomyxon*
	„ *Neoactinomyxum*

Mi riservo di trattare in un prossimo lavoro la questione della posizione sistematica dei Cnidosporidi, e cioè se essi debbano essere considerati come Protozoi o come Mesozoi. Tale questione è stata discussa da numerosi Autori dai più diversi punti di vista, e si potranno per ciò consultare: Caullery e Mesnil (1904b e 1905, p. 299), Hartmann (1906, p. 110), Emery (1909), Awerinzew (1910), Ikeda (1912, p. 266), Erdmann (1917, p. 321), Schuurmans Stekhoven (1919, p. 63), Bremer (1922, p. 307).

Ciò che appare, ad ogni modo, evidente, è che la complessità di struttura dei Cnidosporidi, complessità che negli Attinomissidi raggiunge il suo massimo, non trova riscontro in nessun altro gruppo di Protozoi.

I. Ricerca del materiale. Tecnica.

La massima parte delle specie è parassita di Oligocheti limicoli, di Tubificidi. Questi in ogni rigagnolo si trovano abbondanti. È opportuno raccoglierne in varî punti, e tener conto delle località: giacchè spesso le infezioni sono circoscritte a zone limitate. Nelle mie ricerche fatte nel fiume Mugnone (Firenze) durante lungo tempo, ho trovato diffusissimo dovunque il *Limnodrilus hoffmeisteri* Clpde., ospite di *Sphaeractinomyxon gigas* Gr.; ma solo in due punti, distanti circa 1 km l'uno dall' altro, ho trovato delle infezioni; e, in uno di questi, in un solo saggio.

Il sopravvenire di una piena modifica, naturalmente, le condizioni: altra precauzione opportuna è perciò quella di raccogliere il materiale in grande quantità quando si è riconosciuta una zona infetta.

Non è difficile mantenere in vita, in laboratorio, i Tubificidi, tenendoli in cristallizzatori, quando si usi la precauzione di cambiare ogni tanto l'acqua, per impedire il soverchio sviluppo di batteri. Io ho potuto così tenere per diversi mesi in vita dei *Limnodrilus*.

In generale nessun carattere permette di riconoscere dall'esterno la presenza dell'infezione. CAULLERY e MESNIL potevano facilmente constatare la presenza del parassita in una specie molto trasparente, *Clitellio arenarius* O. F. MÜLL.; ma si trattava di una forma celomica. Altre forme celomiche dei *Limnodrilus* sono assai difficilmente visibili dall' esterno. Ed anche in forme trasparenti non è facile vedere l'infezione quando questa è localizzata nell'epitelio intestinale, a causa della presenza del cloragogo.

Sopra tutto è importante rammentare che gli individui infetti sono rarissimi. STOLC ne ha trovato uno su circa 300. IKEDA accenna di avere esaminato circa 400 esemplari di *Petalostoma* senza trovare alcuna infezione (*Tetractinomyxon*).

Io ho trovato in una sola stazione infezioni frequenti di *Triactinomyxon magnum* GR. (circa 1 su ogni 100 *Limnodrilus* esaminati). Assai più frequenti (circa 1 su 20—30) per un breve periodo, ho trovato, nella stessa stazione, infezioni di *Neoactinomyxum*. Le infezioni di *Sphaeractinomyxon gigas* GR. sono invece state sempre estremente rare: non più di una su 4 o 500 individui esaminati.

L'esame a fresco fornisce — come già hanno rilevato CAULLERY e MESNIL — pochi dati, e per quanto riguarda le strutture nucleari è del tutto privo di valore.

Ma lo studio delle spore, specialmente per certe forme, non può essere fatto che sul vivo, facendo aprire sotto al microscopio la cisti. Le spore nell'acqua non subiscono alterazioni, ma si distendono, e solo dopo questa distensione sono visibili le cellule dell'involucro e le loro appendici. Nelle cisti di *Triactinomyxon* per es. sono visibili solo le masse germinali e le capsule polari: libere nell' acqua le spore mostrano la caratteristica forma ad àncora. Per rendere allora nettamente visibili i contorni è opportuno aggiungere fra vetro e vetro qualche goccia di una leggera soluzione acquosa di Bleu di Toluidina che, diffondendosi, determina — senza produrre alterazioni — una tenue colorazione.

Per allestire preparati per striscio è bene seguire l'indicazione data da CAULLERY e MESNIL di distendere sul vetrino un sottile strato di albumina glicerinata, per assicurare l'aderenza delle cisti: specialmente delle cisti con spore mature, che facilmente vanno soggette a distaccarsi durante le manipolazioni.

In linea generale, per quanto mi consta, i preparati per striscio non possono servire che per dare delle immagini d'insieme: lo studio dei dettagli non può essere fatto che sulle sezioni.

Ottenere una buona fissazione non è facile: appaiono specialmente soggette ad alterazioni le cellule dell'involucro delle cisti, che con facilità si contraggono mostrando caratteri completamente diversi da quelli reali che lo studio sul vivente rivela. Basta confrontare le fig. 7 e 13 e le fig. 8 e 19 di Caullery e Mesnil per rendersi conto di questa e di un'altra alterazione assai frequente, per la quale gli elementi interni delle cisti, che sono in realtà strettamente addossati gli uni agli altri, e riempiono la cisti completamente, appaiono invece isolati e rimpiccioliti.

Caullery e Mesnil pensano che la parete cistica perda, durante le manipolazioni, molta acqua; ma in realtà una buona fissazione conserva a bastanza fedelmente sia le cellule parietali sia le cellule interne. La difficoltà consiste sopra tutto nel fatto che le cisti, nei varî stadi, offrono — come è naturale — un diverso grado di permeabilità ai fissatori: così che una fissazione prolungata, quale è opportuna, per es., per le cisti con spore mature, non lo è altrettanto per le cisti all'inizio dello sviluppo.

Io ho seguito il sistema di fissare contemporaneamente un gran numero di vermi, togliendoli poi a distanze di tempo diverse, successivamente, dal fissatore.

Come fissatori sono da consigliarsi i soliti liquidi oramai di impiego generale per ricerche protistologiche: il liquido di Bouin-Duboscq e il liquido di Schaudinn. Ho tentato anche la fissazione con altri liquidi, e posso dire solo che il liquido di Mann mi à dato in qualche caso (*Triactinomyxon*) risultati buoni; per gli altri non ho potuto vedere i risultati giacchè non sono stato a bastanza fortunato da trovare nei saggi qualche individuo infetto.

È consigliabile far precedere alla diafanizzazione e all'inclusione una leggera colorazione in toto con bleu di Toluidina: questa colorazione viene facilmente e completamente rimossa dalle sezioni con un rapido passaggio in alcool e non impaccia quindi la colorazione definitiva, mentre facilita la non agevole ricerca delle infezioni. Includendo assieme parecchi vermi si può così esaminare abbastanza rapidamente un numero considerevole di sezioni.

Le colorazioni con Ematossilina Delafield ed Ematossilina ferrica danno risultati eccellenti. È necessario solo tener presente che gli elementi, nei varî stadi, si colorano con intensità diversa, e

quindi non è possibile ottenere — quando tutti gli stadi sono presenti — un buon preparato totale.

La differenziazione dei preparati trattati con l'Ematossilina ferrica va fatta con molta cura: è facilissimo sorpassare il momento giusto, e basta poco perchè dei nuclei rimanga colorato solo il grosso caratteristico nucleolo cromatico.

II. Morfologia e sviluppo degli Attinomissidi.

A. Prime fasi di sviluppo: fino alla costituzione del pansporoblasto.

1. *Tetractinomyxon intermedium* Ik.

IKEDA 1912, p. 249; tav. 10, fig. 1—6, (Fig. A).

Gli sporozoiti (v. p. 168) si trovano nel celoma dell'ospite liberi, allineati, o raggruppati in ammassi irregolari di 3—10, che è da escludere siano il risultato di una moltiplicazione agama. Sono corpi sferici (4—5 μ di diam.) con due nuclei ugualmente sferici, più o meno ravvicinati (Fig. A, a), di dimensioni differenti (1,2—1,5 μ di diam.), limitati da una sottile membrana, con cariosoma centrale e minuti granuli di cromatina addensati specialmente alla periferia.

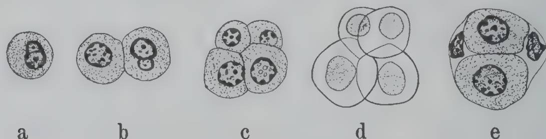


Fig. A. *Tetractinomyxon intermedium* Ik. Prime fasi di sviluppo. Sec. IKEDA, fig. 12, 3, 4, 6.

Dopo un breve periodo di accrescimento, per cui raggiungono 4,7 μ di diam., gli sporozoiti si accoppiano. Le due cellule subiscono una tenue diminuzione di volume e rimangono unite per una vasta superfice. I due nuclei sono orientati parallelamente al piano di contatto (Fig. A, b). Segue una divisione citoplasmatica (constatata in *T. irregulare* Ik.) [1]) per la quale ogni elemento si suddivide in due cellule, di dimensioni disuguali, ciascuna con un nucleo (Fig. A, c, d).

Le due cellule minori sono destinate a formare l'involucro della cisti; le due maggiori sono dei gametociti. I due nuclei dello sporo-

[1]) La divisione può non essere sincrona nei due sporozoiti (cfr. Fig. D p. 151).

zoite debbono dunque essere considerati: l'uno come somatico, l'altro come germinale. Essi derivano, come vedremo da una divisione precoce dell'unico nucleo della cellula germinale dello sporoblasto.

Le due cellule dell'involucro, appena individualizzate, ruotano intorno ai gametociti fino a raggiungere una posizione opposta; allora si estendono assottigliandosi, e confluiscono l'una con l'altra fino a formare un involucro completo attorno ai gametociti (Fig. A, e).

2. *Sphaeractinomyxon stolci* C. e M.

CAULLERY e MESNIL 1905, p. 282, tav. 15, fig. 9—13; (Fig. B).

I primi stadi si trovano nella cavità del corpo: sono piccole cellule con protoplasma granuloso, senza una membrana differenziata, a contorno variabile, circolare o ellittico, più o meno allungato, e con due nuclei ben definiti, con nucleolo centrale. Le più piccole, coi nuclei strettamente ravvicinati, misurano 5 μ di diam.; le più grandi (Fig. B, b), di 10 μ di diam., hanno i nuclei più o meno distanziati l'uno dall'altro.

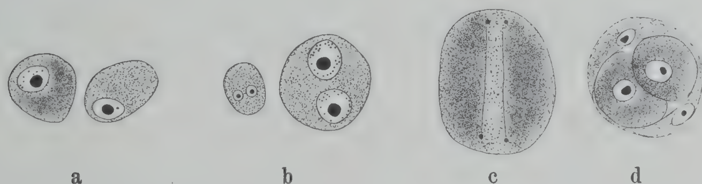


Fig. B. *Sphaeractinomyxon etolci* C. e M. Prime fasi di sviluppo. Sec. CAULLERY e MESNIL, fig. 10—13.

Più raramente gli Autori hanno trovato corpi con lo stesso aspetto dei precedenti, ma mononucleati (Fig. B, a).

CAULLERY e MESNIL espongono le varie ipotesi possibili riguardo al valore degli elementi mononucleati e binucleati: Gli stadî binucleati risultano dalla fusione di elementi mononucleati? O pure gli elementi mononucleati hanno origine per fusione dei due nuclei degli elementi binucleati, come si può supporre, date le dimensioni degli elementi mononucleati stessi? In tal caso, dopo questa fusione il nucleo unico si dividerebbe per dare le forme binucleate di maggiori dimensioni.

Dallo stadio binucleato si passa allo stadio a 4 cellule. Gli Autori hanno osservato (Fig. B, c) una fase avanzata di una doppia divisione cariocinetica subita dai due nuclei.

Delle 4 cellule che si formano due sono le cellule dell'involucro, le altre due sono le cellule interne.

Nelle divisioni dell'elemento binucleato le due cellule dell'involucro ccorripondono ai due nuclei che si sono ricostituiti allo

stesso polo, le due cellule interne ai nuclei del polo opposto: ciò che indica che da ciascuno dei due nuclei derivano una cellula dell'involucro ed una cellula interna.

3. *Sphaeractinomyxon gigas* GR.

GRANATA 1923, p. 167. Tav. 6, fig. 1—18a; (Fig. C—F).

Gli elementi binucleati iniziali si trovano nel cloragogo, o pure nella cavità del corpo, ammassati, assieme a linfociti, a contatto del cloragogo. Non è infrequente trovarne anche a contatto o nell'interno del peritoneo.

Nel cloragogo la loro posizione è per lo più intercellulare; ma non mancano esempi chiari di invasione intracellulare.

Per quanto appaiano, per lo più, isolati, in qualche caso si trovano riuniti in gruppi. Nella fig. 1 è rappresentato un gruppo di 7 elementi riuniti nella porzione distale di un cloragocito.

Anche in questo caso (cfr. *Tetractinomyxon*, p. 146) nessuna connessione esiste fra i singoli elementi, e nessun dato permette di supporre che gli ammassi siano il risultato di una moltiplicazione agama.

È verosimile che i parassiti giungano nella cavità del corpo attraversando l'epitelio intestinale: tuttavia non ho mai potuto osservare delle fasi intraepiteliali. Nell'epitelio si trovano frequentemente corpi estranei che non ho potuto riconnettere ad altre forme parassitarie note; ma niente permette di stabilire una parentela fra questi corpi e gli elementi binucleati che si trovano invece, perfettamente individualizzati, nella porzione basale dei cloragociti, e quindi, in posizioni diverse, in tutto lo spessore del cloragogo, così da dare l'impressione di uno spostamento verso la cavità celomica. Si trovano sempre, nella parte più profonda del cloragogo, elementi allungati nel senso della lunghezza dei cloragociti, che fanno pensare ad uno scorrimento negli spazi intercellulari.

L'esame sul vivo non fornisce dati più sicuri. Ho potuto osservare ripetutamente lembi di cloragogo, con parassiti che non mostravano alcuna mobilità. Ugualmente immobili sono gli elementi liberi nella cavità del corpo.

È del tutto eccezionale peraltro che l'evoluzione ulteriore degli elementi binucleati si compia nel cloragogo: ed è quindi evidente che, sia per attività loro propria, sia per reazione da parte dei cloragociti, sia infine — come in certi casi è evidente — per opera di linfociti, essi vengono alla fine riversati nella cavità del corpo.

La forma degli elementi binucleati è assai variabile, e così le loro dimensioni. I più piccoli, generalmente ovali, di 5—6 μ di lunghezza per 4—5 di larghezza (fig. 2), sono assai rari: il che fa supporre che il primo periodo di accrescimento si compia molto rapidamente. I nuclei, disposti lungo l'asse maggiore, misurano circa 2 μ di diam.; presentano un grosso cariosoma centrale, sferico, di 1 μ di diam., e scarsissima cromatina periferica.

Più frequentemente si trovano elementi più grossi, quali quelli rappresentati dalle fig. 1, 3—5: sferoidali o pure ovali, piriformi, fusiformi.

I nuclei che appaiono, in questo stadio, piuttosto piccoli rispetto alle dimensioni della cellula, sono sempre disposti lungo l'asse maggiore, per lo più ravvicinati l'uno all'altro, e mostrano un cariosoma sferico, di dimensioni ingenti (il suo diametro corrisponde, in genere, alla metà del diametro nucleare). La cromatina è disposta su un reticolo a larghe maglie regolari.

Si constata, in qualche caso, una lieve differenza nelle dimensioni dei due nuclei: la fig. 3 rappresenta un elemento in cui tale differenza appare eccezionalmente spiccata; ma la figura è tolta da una sezione, ed è lecito dubitare che il fatto sia dovuto alla direzione del piano di taglio.

Il citoplasma appare, nel vivente, omogeneo, jalino; nei preparati mostra sovente uno o due vacuoli (fig. 1) ed uno o due grossi granuli cromatici (fig. 4).

In una fase seguente gli elementi sono aumentati considerevolmente di volume. Le fig. 5 e 6 rappresentano due fasi tra le quali l'accrescimento si compie interessando specialmente i nuclei. La fig. 5 rappresenta un elemento di 15 μ di lungh. per 8 di largh., i cui nuclei hanno un diam. di circa 3 μ. L'elemento rappresentato dalla fig. 6 misura circa 15 μ di lungh. per 10 di largh., mentre i nuclei hanno raggiunto un diam. di circa 5 μ. Le dimensioni relative dei cariosomi, rispetto ai nuclei, si mantengono costanti.

A mano a mano che l'accrescimento procede i nuclei tendono a distanziarsi l'uno dall'altro, disponendosi ai due estremi dell'asse maggiore della cellula.

Ad accrescimento ultimato la cellula presenta uno strozzamento mediano (fig. 7, 8) in un piano perpendicolare all'asse maggiore; e quindi ha luogo una scissione in due cellule mononucleate, di 8—9 μ di diam., con un grosso nucleo il cui diametro è circa la metà del diametro cellulare.

Nella fig. 9 sono rappresentate le due cellule ancora riunite da

un tenuissimo ponte citoplasmatico. Esse sono leggermente allungate secondo l'asse parallelo al piano di divisione, e mostrano una evidente differenziazione polare. Il citoplasma è, ad un polo che chiameremo superiore, denso e omogeneo; al polo opposto presenta una struttura fibrillare, cromatica, che il diverso grado di decolorazione, nei preparati colorati con Ematossilina ferrica, rende più o meno spiccata, ma che è peraltro sempre visibile. Tale differenziazione va gradatamente accentuandosi nelle fasi seguenti.

Il citoplasma può presentare, ancora, vacuoli e granuli cromatici.

Nella fig. 9 la presenza dei vacuoli fa apparire una diversità fra i due elementi che è del tutto casuale: le due cellule sono di regola perfettamente uguali ed hanno, come vedremo, lo stesso destino.

I nuclei tendono a spostarsi verso quello che abbiamo indicato come polo inferiore.

La separazione delle due cellule è di breve durata; in una fase seguente esse si addossano l'una all'altra comprimendosi reciprocamente in modo da aderire, alla fine, per una larghissima superfice, ed allungandosi in direzioni parallele al piano di contatto. Le due cellule misurano allora 10—11 μ di lunghezza per 6,7 di larghezza, ed appaiono in sezione (fig. 10) a un di presso come due emisferi accostati l'uno all'altro.

L'esame di sezioni spesse, o di preparati per striscio, permette di determinare più esattamente i loro rapporti, dei quali può vedersi una rappresentazione schematica nella Fig. C. Le due cellule, in corrispondenza del polo superiore, si allungano e si ripiegano l'una sull'altra, così che l'estremo dell'una viene a trovarsi adagiato sull'altra, e viceversa.

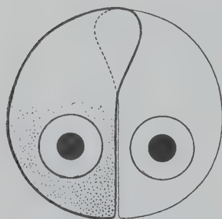


Fig. C.

Nelle due cellule appare sempre evidentissima in questo stadio la differenziazione polare. Il citoplasma al polo superiore si mostra spiccatamente eosinofilo; al polo inferiore è ricco di granuli cromatici, allineati nel senso dell'asse maggiore (fig. 10—14) per cui acquista aspetto del tutto caratteristico. I nuclei appaiono costantemente e con grande regolarità spostati verso il polo inferiore (fig. 10, 13).

Le due cellule si dividono mitoticamente.

Le mitosi presentano caratteri del tutto simili a quell delle mitosi dei Missosporidi, studiate recentemente con grande cura da Bremer (1922). Nella fig. 13 è rappresentato un nucleo in profase (cfr. fig. 37 e 39 di Bremer, tav. 9) con cromatina addensata a formare

masse allungate periferiche. Cromosomi distinti non sono peraltro differenziabili ne² in metafase ne² in teleofase, durante le quali la cromatina appare addensata (fig. 14) a formare masse cromatiche compatte, eccezionalmente piccole rispetto alle dimensioni dei nuclei in riposo (cfr. Bremer, fig. 79, 80).

Il cariosoma non prende parte alla divisione. Durante la metafase (fig. 11, 12, 14) lo si ritrova, quasi perfettamente acromatico, costantemente addossato al fuso, per passare poi, indiviso, in una delle cellule figlie, dove verosimilmente si dissolve (cfr. Bremer, fig. 63; Davis 1916, tav. 3, fig. 54).

La ricostituzione dei nuclei si compie assai rapidamente, così che non mi è stato possibile seguirla: ho visto, in un solo caso, i nuclei all' inizio della ricostituzione apparire come piccole vescicole che rapidamente aumentano di volume ed acquistano la struttura definitiva.

Le due divisioni sono normalmente sincrone (fig. 11, 12). La fig. D rappresenta il solo caso di asincronismo che ho osservato. Le cellule mostrano qualche traccia di alterazione.

Nella fig. 15 è rappresentato uno stadio immediatamente seguente la divisione, nel quale le 4 cellule risultanti sono disposte in posizione alterna, su due piani perpendicolari l' uno all' altro, riunite a due a due dagli avanzi del fuso, rappresentati da tenui filamenti cromatici.



Fig. D.
(Bouin-Heid.-Eosin).
× 1700 diam. ca.

Le due cellule superiori e quelle inferiori (rispettivamente a destra ed a sinistra della fig. 15) corrispondono per l' origine e per la struttura citoplasmatica ai poli superiori e inferiori delle cellule madri. Le prime, un poco più piccole delle altre, sono destinate a formare l' involucro della cisti (cellule somatiche) le seconde saranno le cellule interne (gametociti).

Qualche osservazione è necessario ora fare relativamente ai dati forniti da Caullery e Mesnil circa l' origine dello stadio a 4 cellule. Questi Autori, come si è detto sopra (p. 147) hanno rappresentato (Fig. B, c) uno stadio avanzato di una doppia divisione cariocinetica subita dai nuclei di un elemento binucleato. Nella fig. 18 io ho rappresentato uno stadio esattamente corrispondente. Si vedono due figure teleofasiche con cromatina addensata e cariosomi addossati ai fusi. La fig. 18a rappresenta una fase seguente, in cui anche il citoplasma appare diviso.

Si può essere indotti a considerare questa fatti come prova

dell' esistenza di una divisione moltiplicativa degli elementi binucleati. Ma come spiegare allora la loro presenza eccezionale, constatata tanto da CAULLERY e MESNIL che da me? Ritengo assai probabile che si tratti di fatti anormali: la divisione dei nuclei si compie, eccezionalmente, nell' elemento binucleato, prima che sia avvenuta la scissione di questo nei due elementi mononucleati.

Lo studio dei miei preparati mi ha fornito in oltre dati sufficenti per discutere il valore della fig. 10 di CAULLERY e MESNIL (Fig. B, a) che rappresenta elementi mononucleati.

È evidente che, nello stadio rappresentato dalla fig. 10, una sezione praticata secondo un piano corrispondente o parallelo al piano di contatto delle cellule viene a comprendere un elemento mononucleato. Le fig. 13 e 14, che rappresentano, rispettivamente in profase e in metafase, una delle due cellule negli stadî rappresentati dalle fig. 10 e 11, potrebbero essere interpretate senz' altro come fasi di divisione di un elemento mononucleato, se non si trovasse — come invece si trova — in una sezione seguente, la 2ª cellula corrispondente, nello stesso stadio.

L' interpretazione da darsi degli elementi mononucleati di *Sphaeractinomyxon stolci* è evidente; anche la loro forma, la posizione eccentrica del nucleo, inducono a ritenere che essi siano esattamente equivalenti agli elementi mononucleati delle mie fig. 13 e 14. Un solo dubbio può sorgere, osservando la fig. 10 di CAULLERY e MESNIL, per le dimensioni degli elementi, troppo piccole rispetto a quelle degli elementi binucleati rappresentati dalla fig. 11, b (Fig. B, b). Ma le dimensioni costituiscono un carattere assai fallace negli Attinomissidi, giacchè si ha, in ogni stadio, una variabilità considerevole.

Un cenno è opportuno fare ancora su alcuni elementi particolari, a 4 nuclei (fig. 17) che ho notati in due o tre casi. Per le dimensioni della cellula e per l' aspetto dei nuclei (due dei quali sono più grandi degli altri due), sono indotto a ritenere che si tratti della fusione anormale di due elementi binucleati in una fase diversa di accrescimento. Si può supporre in oltre che essi rappresentino il risultato di una divisione nucleare non seguita dalla divisione del citoplasma.

Torniamo ora allo studio delle cellule somatiche e delle cellule germinali che si sono individualizzate in seguito al processo del quale abbiamo seguito le tappe principali.

Le cellule somatiche vengono a costituire l' involucro. Esse perdono la loro individualità e le loro superfici di contatto reciproco si fondono. I nuclei (Fig. E—F), da prima vicini, si allontanano

l'uno dall' altro descrivendo archi di 90°, fino a trovarsi-chiamando polare la loro posizione primitiva (Fig. E) — in posizione opposta, in un piano equatoriale. Contemporaneamente il citoplasma si estende in modo da formare uno strato continuo attorno alle cellule interne. Si è così costituito il pansporoblasto (fig. 16).

Ho potuto osservare ripetutamente questo in vivo, come già hanno fatto Caullery e Mesnil (fig. 7). La sua forma è generalmente allungata; può misurare fino a 16—18 μ di lungh. per 14—15 di largh. Le due cellule interne, disposte lungo l'asse maggiore ed addossate l'una all' altra, appaiono jaline, con struttura omogenea; solo con una opportuna illuminazione è possibile intravedere in esse i contorni dei nuclei ed i cariosomi. L'involucro è ugualmente jalino. ma disseminato di gruppi di piccole vescicole rifrangenti.

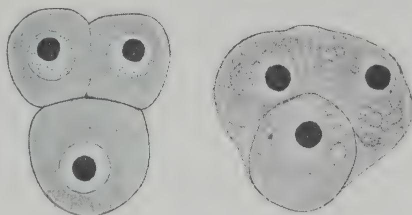


Fig. E. Fig. F.
Sphaeractinomyxon gigas Gr. Fasi successive della formazione dell' involucro. × 1700 diam..
(Fig. E. Bouin, Heid.-Eosin.
Fig. F. Mann, Heid.-Eosin.)

Solo una fissazione perfetta conserva nei preparati la forma e la struttura reale: ho già fatto cenno di questo trattando della tecnica.

Nei preparati le cellule interne, sferiche, di 7,8 μ di diam., mostrano un grosso nucleo vescicolare, di circa 4 μ di diam., e con un grosso cariosoma sferico, la cui struttura non è dissimile da quella dei nuclei degli elementi binucleati. Il citoplasma può presentare, come negli elementi binucleati, vacuoli e granuli cromatici, che rappresentano forse gli avanzi del cariosoma, scisso alla fine della mitosi precedente.

Una delle due cellule appare sempre all' inizio della mitosi (fig. 16, *a*).

L'involucro è formato da uno strato citoplasmatico, avvolgente esattamente le cellule interne, assottigliato in corrispondenza dei poli dell' asse maggiore, ispessito in corrispondenza dell' asse minore, dove sono contenuti i nuclei.

Il citoplasma appare interrotto da piccoli vacuoli, ammassati specialmente in prossimità dei nuclei. Questi sono ovali, allungati in senso tangenziale (4,5 μ × 3,5), con cariosoma e cromatina sparsa in granuli minuti su un reticolo fitto addensato specialmente alla periferia. Tale addensamento periferico appare assai accentuato nei

casi di fissazione imperfetta, e non è quindi escluso che esso rappresenti un artefatto.

4. *Triactinomyxon magnum* Gr.

Granata 1922a, p. 175. Tav. 6, fig. 19—23; (Fig. G—H).

Nella mia 1ª nota, accennando alle fasi iniziali di sviluppo di questa specie, ho riferito le osservazioni che mi inducevano a ritenere dimostrata l'origine delle stadio a 4 cellule da due divisioni successive di un elemento mononucleato.

Le osservazioni, successivamente fatte, sullo sviluppo di *Sphaeractinomyxon* hanno confermato l'esattezza della mia interpretazione solo per quanto riguarda la divisione degli elementi binucleati.

Ho riscontrato in diversi casi la presenza di elementi binucleati coi nuclei in profase: il che fa supporre che — come, verosimilmente, in *Sphaeractinomyxon* è eccezionale (fig. 18 e 18a) — in *Triactinomyxon* la divisione nucleare possa precedere la scissione in due cellule mononucleate.

Riguardo ai presunti elementi mononucleati iniziali rimando alle osservazioni fatte a proposito di *Sphaeractinomyxon*. Già nella mia nota parlavo di corpi mononucleati „il cui nucleo appare all'inizio di un processo di divisione". Si trattava in realtà di figure equivalenti a quelle delle fig. 13 e 14.

Gli elementi binucleati si trovano internati nel cloragogo per lo più nella porzione distale, e — sopra tutto — liberi nella cavità del corpo.

L'infezione provoca una eccezionale reazione da parte dell'ospite. I corpi binucleati, come le cisti in tutte le fasi di sviluppo, sono sempre avvolti da gruppi di linfociti. I corpi binucleati — e le cisti — si trovano perciò per lo più assieme a linfociti, isolati (fig. 20) o riuniti a gruppi di molti (fig. 19), o solamente di due.

Questi ultimi mi hanno indotto per un momento a pensare alla possibilità di un accoppiamento. Gruppi come quello della Fig. G (i linfociti non sono rappresentati) sono in realtà esattamente paragonabili alla fase di accoppiamento dei corpi binucleati di *Tetractinomyxon* (cfr. fig. A, b, p. 46). Come in quelli le due cellule aderiscono per una vasta superfice ed i due nuclei di ognuna sono disposti parallelamente al piano di contatto. Ma si tratta, in *Triactinomyxon*, di un fatto del tutto diverso. La connessione dei due elementi è quì puramente casuale, ed ognuno di essi si evolve separatamente. Si può vedere, nella Fig. H, un gruppo di due cisti derivate, con

tutta probabilità, da due elementi binucleati che si trovavano negli stessi rapporti reciproci di quelli della Fig. G.

I corpi binucleati di *Triactinomyxon* si differenziano da quelli di *Sphaeractinomyxon* per la forma regolamente ovale (fig. 19, 20, 22), per le piccole dimensioni dei nuclei rispetto alle dimensioni del corpo citoplasmatico, per la struttura dei nuclei stessi. Essi misurano, con grande costanza, da 7 a 10 μ di lungh. per 7—8 di largh. Il citoplasma, a struttura alveolare, presenta talvolta fini granulazioni, talvolta uno o due grossi granuli cromatici.

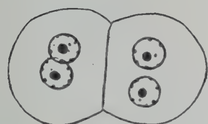


Fig. G.

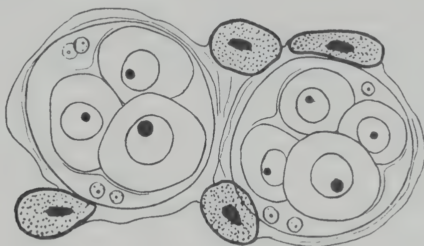


Fig. H.

Triactinomyxon magnum Gr.

Fig. G. Gruppo di due corpi binucleati (Bouin-Heid.-Eosina).

Fig. H. Gruppo di due cisti (Mann-Heid.-Eosina). × 1700.

I nuclei, di 2—2,5 μ di diam., hanno un cariosoma sferico di circa 1 μ di diam., per lo più eccentrico, e cromatina addensata in piccole masse ben definite, sferiche o leggermente allungate. In questa fase si rende particolarmente difficile procedere ad una giusta differenziazione della colorazione: per lo più perciò si vedono nei preparati i nuclei colorati in eccesso o decolorati così da mostrare solo il cariosoma (fig. 20).

Della evoluzione dei corpi binucleati ho potuto seguire solo qualche stadio: il che mi ha impedito di determinare l'origine di un fatto caratteristico che si osserva nel pansporoblasto di questa specie, e che non trova riscontro in alcuna altra forma.

Il pansporoblasto (fig. 23) è più o meno esattamente sferico e misura 11—12 μ di diam. Le due cellule interne, di 5—6 μ di diam., mostrano un grosso cariosoma e cromatina a reticolo. Le cellule parietali presentano, anzichè due, 4 nuclei, riuniti due a due, in posizione opposta: così si ritrovano nelle fasi seguenti di sviluppo delle cisti. Nella fig. 23, come nella fig. H, sono presenti solo 3 nuclei; se ne vedono 4 nella stessa Fig. H (a sinistra) e nella fig. 67, tav. IV.

Anche per questa specie resta ignota l'origine dei corpi binucleati. Ho trovato in qualche caso, nell' epitelio intestinale, dei

corpi sferici mononucleati (fig. 21) di circa 6 μ di diam., con ampi vacuoli protoplasmatici, che probabilmente rappresentano sporozoiti all' inizio dello sviluppo.

5. *Triactinomyxon ignotum* STOLC.

LÉGER 1904, fig. 1.

Per quanto io abbia avuto occasione di trovare un caso di infezione di questa specie, le conoscenze sui primi stadi di sviluppo possono basarsi sui soli dati forniti da LÉGER.

L' elemento iniziale è — secondo questo A. — una cellula ovoide o piriforme di 8 μ di diam., senza membrana, con citoplasma fortemente cromatico ed un nucleo sferico con cromatina a reticolo provvisto di un grosso nucleolo e di un centrosoma appariscentissimo.

A questo segue uno stadio a 2 nuclei e — per successiva divisione — uno stadio a 4 cellule.

LÉGER (1904 b) osserva che si trovano nei „frottis" d'intestino degli sporozoiti liberi, indi stadî un pò più grossi a due nuclei, e infine stadî ad un solo grosso nucleo, che costituiscono gli elementi iniziali; il che „permette di supporre l' esistenza di una copulazione fra sporozoiti, o elementi derivati dagli sporozoiti".

L' esistenza di elementi mononucleati iniziali mi sembra anche in questo caso assai dubbiosa. Lo stadio ad un solo „grosso nucleo", che segue lo stadio a due nuclei, deve essere verosimilmente interpretato nel senso già espresso per gli elementi mononucleati di *Sphaeractinomyxon*.

La possibilità di una coniugazione iniziale di due sporozoiti, o di due elementi derivati dagli sporozoiti, sarà discussa in seguito. Le osservazioni di LÉGER permettono, ad ogni modo, di escludere, anche per questa specie, la possibilità di ritenere che lo stadio a 4 cellule derivi, come in *Tetractinomyxon*, dall' associazione di due elementi binucleati.

6. *Neoactinomyxum globosum* GR.

Tav. 6, fig. 24—27.

Questa specie è localizzata, come la precedente, nell' epitelio intestinale.

Gli elementi binucleati si trovano, quasi senza eccezione, addossati alla base dell' epitelio (fig. 24), a contatto immediato dei seni sanguigni: essi sono ovali o piriformi, e misurano da 4 a 8 μ circa nel loro asse maggiore.

Il citoplasma è finemente granuloso. La struttura dei nuclei, che hanno un diametro di 2—2,5 μ permette di differenziarli senz' altro da quelli delle altre specie per la tenue quantità di cromatina, addensata specialmente alla periferia, a contatto della membrana. La stessa struttura si ritrova anche nelle fasi seguenti.

Quando hanno raggiunto la fase finale dell' accrescimento i corpi binucleati (fig. 25) sono per lo più allungati o fusiformi, e misurano circa 12 μ per 8—9; i nuclei sono — come in *Sphaeractinomyxon* — relativamente grossi. Si trovano ancora, nel citoplasma vacuoli e granuli cromatici.

La cellula si strozza e si divìde (fig. 26). Quindi i fenomeni procedono in modo esattamente uguale a quelli descritti in *Sphaeractinomyxon*.

Il pansporoblasto a completa formazione (fig. 27) è caratterizzato dalla tenuità dello spessore dell' involucro: tenuità che permane anche negli stadî seguenti. I nuclei dell' involucro sono, relativamente a quelli delle cellule interne, assai piccoli e scarsamente cromatici.

Riassunto.

In tutte le forme è costante la presenza di un elemento iniziale binucleato.

L' origine di questo è nota solo per *Tetractinomyxon*, dove rappresenta l' unico sporozoite (cfr. § C, p. 169).

Per gli altri generi le notizie a questo riguardo sono del tutto indeterminate:

Léger ammette l'origine dei corpi binucleati da un corpo mononucleato derivante, a sua volta, dalla fusione di due sporozoiti o di due elementi derivati dagli sporozoiti.

Caullery e Mesnil vedono anch' essi elementi mononucleati e binucleati, e si limitano ad elencare le ipotesi possibili relativamente alla loro origine.

Dalle mie osservazioni risulta che gli elementi mononucleati visibili nei preparati non rappresentano uno stadio precedente lo stadio a due nuclei, ma sibbene uno stadio seguente. Gli elementi binucleati aumentano di volume e si dividono per semplice strozzamento in due cellule mononucleate; ciascuna di queste subisce una divisione mitotica per cui risultano 4 cellule. Tale divisione deve essere considerata come una „divisione differenziale“ per la quale si separano cellule somatiche (cellule parietali) e cellule germinali (cellule interne).

Un fatto di considerevole importanza risulta dalle osservazioni di CAULLERY e MESNIL e dalle mie: e cioè che da ciascuno dei nuclei dell' elemento binucleato derivano una cellula parietale ed una cellula interna: il che permette di stabilire che i nuclei dell' elemento binucleato sono equivalenti.

In *Tetractinomyxon* i fenomeni si svolgono in modo differente: gli elementi binucleati si accoppiano a due a due; ognuno di essi quindi si divide in due cellule delle quali l' una è somatica, l' altra germinale.

Gli elementi binucleati di *Tetractinomyxon* non corrispondono dunque agli elementi binucleati degli altri Attinomissidi. I due nuclei derivano dalla divisione (che si compie — v. p. 168 — durante la maturazione della spora) dell' unico nucleo dello sporozoite; la formazione di due cellule ha luogo invece all' inizio del nuovo ciclo.

Sull' origine degli elementi binucleati le ipotesi possibili sono le seguenti:

1º — Gli elementi binucleati derivano dalla divisione del nucleo dello sporozoite.

2º — Gli elementi binucleati derivano dall' associazione di due sporozoiti.

Il primo caso si avvera in *Tetractinomyxon.* In tutte le altre forme si hanno sporozoiti mononucleati. Si può ugualmente supporre l' esistenza di una divisione nucleare dello sporozoite, durante le prime fasi di invasione del nuovo ospite. I pochi dati che si possiedono riguardo a tale periodo — dati assai incerti, invero — non danno nessun indizio in favore di questa ipotesi. Se i due elementi mononucleati che ho descritto in *Triactinomyxon* rappresentano — come è probabile — due sporozoiti, questo sarebbe un dato in favore della 2ª ipotesi: la quale, a sua volta, dà luogo a due sotto ipotesi:

a) Gli sporozoiti, all' inizio del ciclo, si accoppiano a due a due dando elementi mononucleati, dai quali gli elementi binucleati hanno origine per successiva divisione del nucleo (ipotesi di LÉGER).

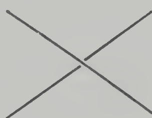
b) Gli sporozoiti, all' inizio del ciclo, si uniscono solo plasmogamicamente.

I due nuclei dei corpi binucleati — ammettendo questa ipotesi che è certo la più attendìbile — rappresenterebbero i nuclei degli sporozoiti, da ciascuno dei quali avrebbero origine, in seguito, un nucleo somatico ed un nucleo germinale.

In tal caso la diversità dello svolgimento dei fenomeni, tra il gen. *Tetractinomyxon* e gli altri, sarebbe, come mostra lo schema

seguente, più apparente che reale: essa si ridurrebbe al fatto che la divisione differenziale in *Tetractinomyxon* è precoce: si inizia nella spora e si compie all' inizio del nuovo ciclo; negli altri Attinomissidi è tardiva. Nel 1^0 caso precede l' associazione degli sporozoiti, nel 2^0, invece, la segue. La sola differenza sostanziale sta nel fatto che, mentre in *Tetractinomyxon* si avrebbe una semplice associazione di elementi, nelle altre forme si avrebbe un' associazione plasmogamica.

Tetractinomyxon.	Altri Attinomissidi.
Sporozoite mononucleato.	Sporozoite mononucleato.
Divisione differenziale (elemento binucleato).	Riunione plasmogamica di 2 sporozoiti (elemento binucleato).
	Scissione dell' elemento binucleato in due elementi mononucleati.
Riunione di due elementi binucleati (stadio a 4 cellule).	Divisione differenziale (stadio a 4 cellule).



In tutte la forme si giunge ad uno stadio a 4 cellule, disposte in modo caratteristico e a due a due differenti. Due di esse (cellule somatiche) ruotano attorno alle altre due estendendosi e confluendo assieme per costituire un involucro che può essere definito: un sincizio cavo, nel quale sono contenute le cellule germinali.

La struttura dell' involucro, la presenza di inclusioni citoplasmatiche, sono elementi importanti per definire la sua funzione trofica. Le cellule dell' involucro sono destinate ad assimilare, a spese dell' ospite, le sostanze necessarie allo sviluppo del parassita. L'involucro non deve essere considerato come una parete cistica, ma come un „tessuto assimilatore". Ne vedremo più esattamente la funzione studiando le fasi seguenti di sviluppo delle spore.

In *Triactinomyxon magnum* Gr. i nuclei dell' involucro subiscono una nuova divisione: della quale resta ignoto lo svolgimento. Ritengo peraltro che questo fatto eccezionale, in una specie che — come vedremo — presenta caratteri particolari relativamente ai rapporti che si stabiliscono fra l' involucro e gli elementi interni; che per di più è sempre attivamente aggredita dai linfociti, la cui presenza attorno alle cisti modifica certo le condizioni di nutrizione, non debba considerarsi che come un carattere connesso con l' attività funzionale dell' involucro. Si tratta probabilmente di una frammentazione nucleare, di una divisione paragonabile ai più frequenti fenomeni amitotici che si rivelano nei tessuti ad attività funzionale intensa e che non corrispondono ad una divisione cellulare, ma

servono ad aumentare la superfice nucleare, con lo scopo di aumentare la possibilità di scambi nucleo-plasmatici.

L' eccezione presentata da *Triactinomyxon*, intesa in tal senso, non modifica dunque il carattere della bicellularità dell' involucro degli Attinomissidi.

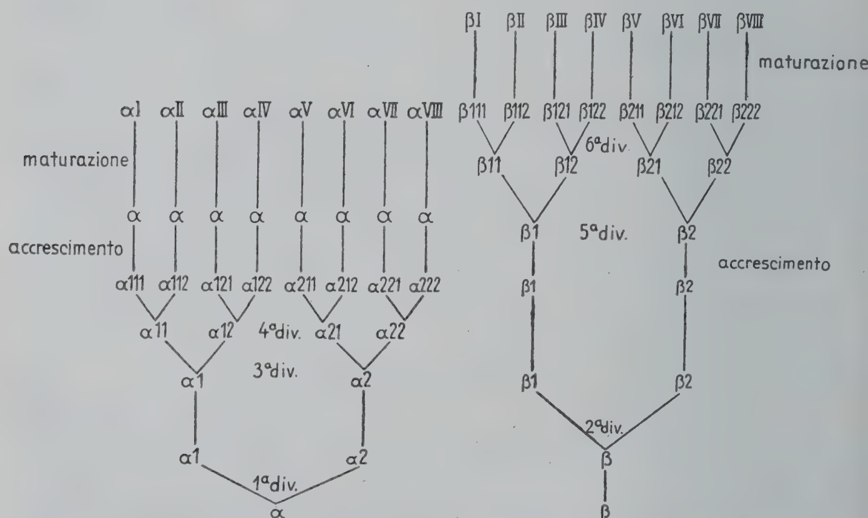
B. Gametogenesi, riduzione cromatica, copulazione dei gameti.

1. *Sphaeractinomyxon gigas* Gr.

GRANATA 1923 p. 168. Tav. 7, fig. 28—42; tav. 8, fig. 43—45 (Fig. I), Schema I.

I. Stadio a due cellule interne; 1ª divisione.

Le due cellule interne, delle quali abbiamo veduto, nel paragrafo precedente, l'origine, sono uguali per struttura e dimensioni; ma si differenziano per il fatto che l'una entra prima dell' altra in divisione. Le due cellule, secondo l'espressione di IKEDA, sono dunque morfologicamente uguali ma fisiologicamente differenti. Noi le chiameremo — seguendo i precedenti Autori — α e β.



Schema I. Gametogenesi e riduzione cromatica in *Sphaeractinomyxon gigas* Gr.

La divisione di α precede la divisione di β e si compie in un piano perpendicolare all' asse principale della cisti. Le fig. 28, 29, 30 rappresentano tre stadî successivi della divisione.

Nella fig. 28 si vede una teleofase iniziale con cromatina addensata ai poli. Il cariosoma è addossato al fuso e passa indiviso in una delle due cellule figlie (fig. 29). Nella fig. 29 si vede l'inizio

della ricostituzione dei due nuclei figli, che rapidamente aumentano di volume e riacquistano la struttura tipica con grosso cariosoma e reticolo (fig. 30). Le cellule figlie rimangono lungamente unite dagli avanzi del fuso.

II. Stadio a 3 cellule interne; 2ª divisione.

Le 3 cellule risultanti dalla 1ª divisione sono: α_1, α_2, β.

La cellula β inizia la profase quando la cellula α è in teleofase (fig. 28) e la divisione si compie, tipicamente, in un piano perpendicolare a quello della 1ª mitosi di α. Nella fig. 31 si vede una anafase con piccoli cromosomi distinti.

III. Stadio a 4 cellule interne; 3ª divisione.

Cellule: α_1, α_2, β_1, β_2. Le 4 cellule sono collegate a due a due dagli avanzi del fuso e disposte secondo due piani perpendicolari l'uno all'altro. Le cellule β sono di dimensioni maggiori delle cellule α (Fig. 32).

Le cellule α entrano contemporaneamente in mitosi; nella fig. 33 si vedono due teleofasi avanzate. Le due divisioni si compiono ancora in due piani perpendicolari fra loro. (Non è rappresentata nella figura che una cellula β, l'altra essendo situata in un piano inferiore.)

IV. Stadio a 6 cellule interne; 4ª divisione.

Cellule: α_{11}, α_{12}, α_{21}, α_{22}, β_1, β_2. La 4ª divisione interessa le cellule α e non presenta alcun carattere particolare.

V. Stadio a 10 cellule interne; periodo di accrescimento; 5ª divisione.

Nello stadio a 10 cellule si hanno: α_{111}, α_{112}, α_{121}, α_{122}, α_{211}, α_{212}, α_{221}, α_{222}, β_1, β_2.

I nuclei in riposo presentano una struttura caratteristica, quale è rappresentata dalla fig. 34: una porzione della cromatina appare fortemente addensata.

In una fase seguente (fig. 35) le cisti hanno dimensioni considerevolmente maggiori. Il citoplasma delle cellule mostra una zona periferica omogenea ed una zona interna ricca di granuli cromatici addensati specialmente nella superfice di separazione. Nelle cellule β si vede alla periferia un grosso corpo cromatico. Questo corrisponde probabilmente al „corps en haltère“ che Caulleey e Mesnil rappresentano nella loro fig. 21, e considerano — per quanto con riserva — come un centrosoma già diviso in due.

Gli stessi Autori notano in oltre come la decolorazione con l' allume di ferro delle cellule α e β negli stadî III—V, si fa sempre in modo particolare: arrestando la differenziazione prima che il citoplasma sia interamente decolorato, persiste in ogni cellula un arco di cerchio nero, nel quale si possono differenziare — prolungando un poco di più l' azione dell' allume — due estremità più spesse e più cromatiche (fig. 20 degli AA).

Per quanto CAULLERY e MESNIL parlino delle cellule negli stadî III—V, mentre in *S. gigas* le formazioni cromatiche sopra descritte appaiono solo nello stadio V, al termine del periodo di accrescimento, sembra assai probabile che si tratti in realtà, nei due casi, dello stesso fatto. L'esame della mia fig. 40 mostra come, prolungando alquanto l' azione dell' allume, si possa modificare assai l' aspetto delle cellule, fino ad ottenere anche una linea cromatica periferica ad arco di cerchio.

Il corpo cromatico del quale abbiamo notato la presenza nelle cellule α non è certo omologabile ad un centrosoma. La massa cromatica perinucleare corrisponde alla formazione di un cromidio, in connessione con un periodo di grande attività trofica cellulare. La struttura dei nuclei all' inizio del periodo di accrescimento (Fig. 34) fa pensare alla differenziazione di una trofocromatina, che viene probabilmente espulsa nel citoplasma.

Al termine del periodo di accrescimento, che è verosimilmente di lunga durata, a giudicare dalla frequenza con la quale si trovano le cisti in questo stadio, si inizia la divisione delle cellule β (fig. 36).

L'apparato cromidiale si dissolve in una fase seguente e non se ne trova traccia nè nelle generazioni seguenti di β nè nei gameti α.

La 5ª divisione si compie assai rapidamente.

VI. Stadio a 12 cellule interne; 6ª divisione.

Si trovano nella cisti, oltre gli 8 gameti α: β_{11}, β_{12}, β_{21}, β_{22}. Nella Fig. I sono rappresentate due sezioni successive della stessa cisti. Le 4 cellule β sono in divisione. Le β_{11} e β_{12} sono all' inizio della teleofase; le β_{21} e β_{22} sono in teleofase avanzata e già presentano lo strozzamento equatoriale.

Delle cellule α, 7 sono in metafase; una (αI: a sinistra) ha il nucleo in riposo e presenta alla periferia un piccolo corpo allungato, con estremità cromatica. In quest' ultima si è già compiuta, nelle altre si inizia il processo di maturazione.

Le fig. 41 e 42 rappresentano due fasi avanzate delle ultime divisioni di β. Nella fig. 41 si vede la formazione di un pezzo intermedio: qualcosa di simile ha osservato Davis (1916) nelle mitosi di *Sphaerospora dimorpha* Dav. (tav. 7, fig. 89).

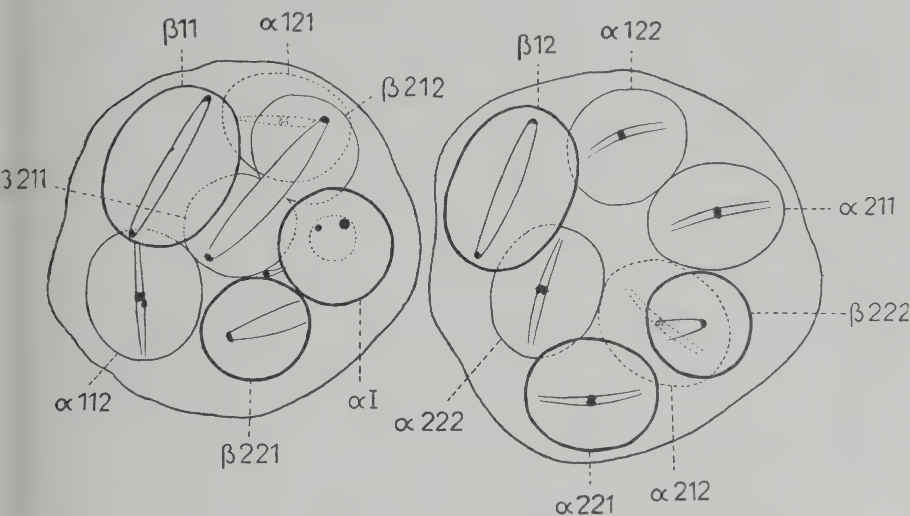


Fig. I. (Ingr. 1500 diam.)

Riduzione cromatica.

Il processo riduttivo si inizia, nei gameti α, durante la divisione delle cellule β (stadi VI e VII), e si compie per una divisione ineguale dei gameti, per cui si separa una sorta di globulo polare destinato a degenerare.

La profase e la metafase di questa divisione non si differenziano da quelle delle divisioni di moltiplicazione. Durante l'anafase la cellula presenta, corrispondentemente ad uno dei poli del fuso, una sporgenza che si accentua sempre più durante la teleofase (fig. 37, 38) così che si differenzia un corpo extracellulare da prima cilindrico che poi, per strozzamento, si separa dal gamete (fig. 43).

VII. Stadio a 16 cellule interne.

Negli 8 gameti β, risultanti dalla 6ª divisione, si compiono divisioni riduttive esattamente uguali a quelle dei gameti α. Nella fig. 43 si vedono 4 gameti α maturi e 4 gameti β in metafase.

Al termine della maturazione dei gameti β si trovano nelle cisti 16 gameti sferici di cui 8 macrogameti di 8,5—9 μ di diam.

e 8 microgameti di 7 μ circa di diam. In oltre si trovano 16 globuli di riduzione che hanno perduto coi gameti ogni connessione.

I gameti tendono a riunirsi in coppie come mostra la fig. 44.

Copulazione dei gameti.

Nella fig. 45 si vedono 3 coppie di macro- e microgameti riuniti plasmogamicamente. Le copule misurano 12,5—13 μ di diam. e presentano due nuclei addossati l'uno all'altro. Nel citoplasma si trovano numerosi granuli cromatici.

Non mi è mai stato dato di osservare una fusione nucleare completa.

2. *Sphaeractinomyxon stolci* C. e M.

CAULLERY e MESNIL 1905, p. 285, fig. 14—30.

Per quanto riguarda la genealogia dei gameti le mie osservazioni coincidono con quelle di CAULLERY e MESNIL. Per quanto riguarda il periodo di accrescimento e la formazione del cromidio, abbiamo già notato (p. 162) come, verosimilmente, in *S. stolci* si hanno fenomeni analoghi a quelli di *S. gigas.* La divisione di maturazione è sfuggita a CAULLERY e MESNIL. Questi AA pensano che, almeno le cellule β, subiscano una „epurazione nucleare", con espulsione di granuli cromatici, che restano poi a lungo visibili nelle cisti. A questo fatto collegano — per quanto con dubbio — la presenza, nei gameti, di nuclei differenti.

In *S. stolci* si ha, come in *S. gigas* una evidente anisogamia. Macro- e microgameti si accollano l'uno all'altro, i citoplasmi si fondono; i nuclei, venuti a contatto tendono a diventare uguali; quindi entrano in mitosi, probabilmente, anche in questo caso, senza che sia avvenuta una fusione completa.

3. *Tetractinomyxon intermedium* IK.

IKEDA 1912, p. 252, fig. 6—20.

I dati di IKEDA sulla geneologia dei gameti differiscono da quelli di CAULLERY e MESNIL e dai miei solo per quanto riguarda gli stadî II e III.

IKEDA descrive nello stadio II (stadio a 3 cellule interne) una divisione delle cellule α_1 e α_2 precedente la divisione della cellula β; così che si ha — per divisione della α_1 — uno stadio a 4 cellule: α_{11}, α_{12}, α_2, β; quindi — per divione della α_2 — uno stadio a 5 cellule: α_{11}, α_{12}, α_{21}, α_{22}, β; e finalmente — per divisione della β — uno stadio a sei cellule: α_{11}, α_{12}, α_{21}, α_{22}, β_1, β_2.

In *Tetractinomyxon* ha luogo un processo di riduzione cromatica equivalente a quello da me discritto in *S. gigas*.

Immediatamente dopo la 1ª divisione di β_1 e β_2 (stadio a 10 cellule interne) in tutte le 8 cellule α il processo si inizia con un addensamento della cromatina. Il nucleo, quindi, si strozza e si divide in due piccoli corpi globulari che si distaccano l'uno dall'altro. Una delle due porzioni appare più grande, con cromatina meno addensata dell'altra: da questa si ricostituisce il nucleo normale, vescicolare, del gamete. L'altra, più piccola, e con cromatina più densa, viene alla fine espulsa.

Fenomeni simili hanno luogo (nello stadio a 16 cellule interne) nei gameti β. Compiutasi la riduzione nelle cellule β queste assumono la stessa forma e struttura delle cellule α, così che le due serie di gameti sono uguali.

I 16 gameti cominciano ad appaiarsi. Si ha una plasmogamia e quindi una cariogamia: così che la cisti contiene finalmente 8 zigoti con grosso nucleo vescicolare.

La fusione nucleare sembra peraltro essere di breve durata, giacchè per lo più si trovano gameti in plasmogamia o pure zigoti nei quali si è già iniziata la 1ª divisione.

I 16 corpi di riduzione che vengono a trovarsi liberi nella cisti si mostrano qualche volta accoppiati, e non raramente fusi a formare un corpo allungato o biscottiforme; ma la fusione non è mai completa.

4. *Triactinomyxon magnum* Gr.

Tav. 9, fig. 66, 67.

I fenomeni si svolgono in modo simile a quanto abbiamo veduto in *Sphaeractinomyxon*; solo non mi è stato possibile determinare la presenza di una fase di accrescimento dopo lo stadio V.

La fig. 66 rappresenta una cisti nello stadio V. Delle due cellule β una è in riposo, mentre l'altra si trova già il teleofase avanzata. Sembra essere generale il fatto che la 5ª divisione non è contemporanea nelle due cellule β.

Le cellule α, che in questo stadio circondano le β, hanno la cromatina organizzata a formare grossi filamenti (profase) e si preparano alla divisione di riduzione, che si svolge esattamente come in *Sphaeractinomyxon*.

I gameti, sferici, misurano rispettivamente 5 e 7 μ di diam., e si distinguono in oltre per la loro struttura nucleare. I nuclei dei macrogameti sono spiccatamente più ricchi di cromatina degli altri.

La fase di accoppiamento è rappresentata dalla fig. 67. — I gameti si mettono a contatto per una larga superfice ed i nuclei si avvicinano in corrispondenza del piano di contatto, nel quale alla fine scompare ogni traccia di separazione.

Anche in questo caso non ho veduto compiersi la cariogamia.

5. *Triactinomyxon ignotum* St.

Léger 1904, fig. II.

Léger rappresenta una cisti nello stadio V. L'involucro, a differenza di quello di *T. magnum*, è binucleato. Le cellule α sono in riposo, con cariosoma, e cromatina suddivisa in granuli. Le cellule β mostrano uno spirema a filamento spesso: verosimilmente, come avviene in *Sphaeractinomyxon* (fig. 40, tav. II) la divisione riduttiva delle cellule α si inizia quando già si è iniziata la 1ª divisione delle β.

6. *Neoactinomyxum globosum* Gr.

Tav. 9, fig. 70—75, tav. 10, fig. 76.

Lo studio dello sviluppo di questa specie è reso malagevole dal fatto che le cisti, invadendo completamente l'epitelio intestinale, subiscono compressioni reciproche tali da modificare considerevolmente la loro forma (che appare per lo più irregolarissima) e la tipica disposizione degli elementi interni, i quali sono per lo più così fittamente addossati gli uni agli altri da non permettere una visione complessiva esatta. Ho potuto perciò rilevare solo un numero limitato di dati, servendomi di qualche esemplare nel quale l'infezione si presentava eccezionalmente scarsa.

La fig. 70 rappresenta uno stadio tipico a 4 cellule interne. Le cellule β, in riposo, presentano una struttura nucleare del tutto simile a quella già rilevata negli stadi precedenti (tav. I, fig. 25—27). Le cellule α, in profase, mostrano uno spirema che, per lo più, come si vede nella figura, i fissatori alterano, coartandolo fortemente. Questo fatto si ripete anche in stadî ulteriori. Il citoplasma, tanto delle cellule α quanto delle cellule β, è ricco di granuli minuti.

La fig. 71 mostra uno stadio a 6 cellule interne. (Nella figura è rappresentata tuttavia una sola cellula β; l'altra si trova in un piano diverso.) Giacchè le cellule α sono in riposo e la cellula β è in profase si può avere l'impressione di essere in presenza di uno

stadio a 5 cellule (α_{11}, α_{12}, α_{21}, α_{22}, β) precedente lo stadio a 6 cellule (α_{11}, α_{11}, α_{21}, α_{22}, β_1, β_2) quale Ikeda ha descritto in *Tetractinomyxon*.

La cellula β mostra, nel citoplasma, un corpo scarsamente cromatico che rappresenta probabilmente il cariosoma espulso durante la 2ª divisione (1ª divisione di β).

La fig. 73 fa credere che la fase di accrescimento abbia luogo, anzichè dopo lo stadio V (stadio a 10 cellule) dopo lo stadio IV (stadio a 6 cellule). Ho riportato (tav. II, fig. 36) la figura di una cisti di *Sphaeractinomyxon* con 4 cellule α, in accrescimento; ma essa rappresenta la sezione di una cisti a 10 cellule. Uguale interpretazione non può essere con certezza data per la fig. 73. Ritengo tuttavia — in base a molti dati — che l'accrescimento abbia luogo normalmente dopo lo stadio V. Confrontando la fig. 73 con la fig. 72, che rappresenta uno stadio a 10 cellule tipico, le dimensioni delle cellule α possono far sorgere dubbi. Ho già rilevato altrove (§ A, p. 152) che le dimensioni costituiscono un carattere di valore assai limitato.

Nella fase di accrescimento tanto le cellule α quanto le cellule β sono in profase, e la cromatina forma uno spirema nettissimo.

Nel citoplasma, a contatto col nucleo, appare un grosso corpo cromatico, di forma variabile, che rappresenta evidentemente un cromidio, equivalente al cromidio di *Sphaeractinomyxon*.

Ben poche osservazioni ho potuto fare sugli stadî ulteriori della gametogenesi: mi limiterò ad accennare che la riduzione cromatica si compie con un processo identico a quello di *Sphaeractinomyxon*.

Un aspetto caratteristico hanno le cisti con gameti in copulazione (fig. 76).

I gameti, uguali, o almeno pochissimo differenti gli uni dagli altri sono allungati, piriformi o fusiformi. Essi si accollano l'uno all'altro per una delle estremità (fig. 74), quindi si dispongono lateralmente (fig. 75). I due nuclei, come si vede nella fig. 76, si fondono assieme.

Riassunto.

La gametogenesi si compie per una moltiplicazione delle cellule interne del pansporoblasto: queste sono dei gametociti (α e β), da ciascuno dei quali prendono origine 8 gameti.

I fenomeni si svolgono con un processo regolare che appare costante — salvo lievi particolari (*Tetractinomyxon*) — in tutte le forme, e nel quale si possono distinguere:

1º Una fase di moltiplicazione dei gameti α, durante la quale le cellule β subiscono la 1ª divisione (stadî I—V: vedi Schema I).

2º Una fase di accrescimento.

3º Una fase di moltiplicazione dei gameti β, durante la quale si compie la maturazione dei gameti α (stadî VI—VII).

4º Una fase di maturazione dei gameti β.

La fase di accrescimento coincide con la formazione di un cromidio.

La maturazione dei gameti si compie o per semplice espulsione di una parte di cromatina (*Tetractinomyxon*) o per una mitosi ineguale, con emissione di una sorta di globulo polare.

Nelle cisti a completo sviluppo si trovano 16 gameti e 16 corpi di riduzione. Questi ultimi devono essere considerati come dei gameti abortivi: in *Tetractinomyxon* essi mostrano tendenza ad accoppiarsi.

Solo in *Tetractinomyxon* si ha una perfetta isogamia. Nelle altre forme si ha una anisogamia più o meno spiccata.

All' accoppiamento dei gameti segue una plasmogamia; una cariogamia, con formazione di un sincario, è stata osservata solo in *Tetractinomyxon* ed in *Neoactinomyxum*. È verosimile che, in generale, i nuclei dei gameti, dopo essere venuti a contatto intimo si risolvano in un fuso cariocinetico.

C. Evoluzione delle copule (sporoblasti); cisti e spore mature.

1. *Tetractinomyxon intermedium* Ik.

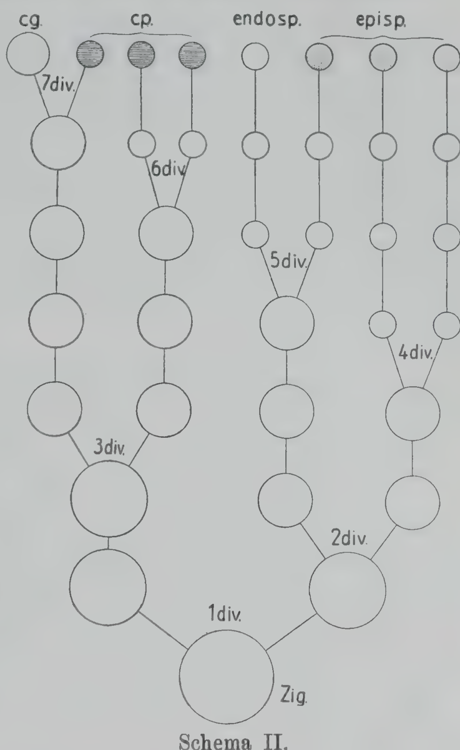
IKEDA, p. 258, tav. 10, fig. 21—29. Fig. K. Schema II.

Lo sviluppo dello zigote comincia con una divisione uguale. Le due cellule risultanti da questa divisione si dividono quindi ripetutamente fino a darne 8, delle quali, 7 — con piccoli nuclei „vermiformi“ (Fig. K) sono destinate a formare il guscio (episporа, tricellulare, ed endospora, monocellulare); 3 costituiscono le capsule polari; una subisce un' ultima divisione ineguale del nucleo e costituisce la cellula germinale (sporoplasma) binucleata, della quale già conosciamo il destino.

Le divisioni delle due cellule risultanti dalla 1ª divisione (vedi Schema II) non sono sincrone: una di esse si divide una prima volta (stadio a 3 cellule, delle quali una grande e due piccole); quindi si

divide l'altra (stadio a 4 cellule uguali). Due di queste si dividono successivamente (stadio a 6 cellule di cui 2 grandi e 4 piccole).

Le cellule piccole presentano subito una differenziazione dei nuclei: sono esse che daranno origine all' epispora e all' endospora. Una delle due cellule grandi si divide (stadio a 7 cellule) dando due piccole cellule che saranno cellule polari; quindi si divide l'altra dando la 3ª cellula polare e la cellula germinale.



Schema II.

Schema II.
Tetractinomyxon intermedium Ik.
Sviluppo dello sporoblasto.
Schema ricavato dai dati di Ikeda.
zig. = zigote; c.g. = cellula germinale; c.p. = cellule polari; end. = endospora; episp. = epispora.

Le spore mature (Fig. K) sono tetraedriche. L'epispora sottilissima, contiene 3 nuclei vermiformi, situati ai 3 vertici del tetraedro; l'endospora contiene un solo nucleo vermiforme. Nell' endospora sono contenute le capsule polari e lo sporozoite; le capsule polari sono in posizione alterna coi nuclei dell' epispora: appaiono come masse coniche omogenee di una sostanza giallognola e assai rifrangente; ciascuna di esse ha un nucleo relativamente grande, discoide, denso, e presenta al vertice un granulo rifrangente.

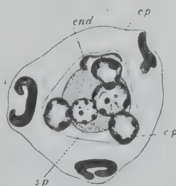


Fig. K.

Fig. K. *Tetractinomyxon intermedium* Ik.
Spora matura. Sec. Ikeda. Fig. 28.
ep = epispora; *end* = endospora; *cp* = capsule polari;
sp = sporozoite.

Lo sporozoite è sferoidale (4—5 μ di diam.) con citoplasma granuloso e due nuclei.

Le spore si trovano sia riunite nelle cisti, sia libere nel celoma dell' ospite.

2. *Sphaeractinomyxon stolci* C. e M.

CAULLERY e MESNIL p. 288, fig. 30—49. (Fig. L—O.)

Lo stadio più precoce osservato è quello a 3 nuclei, dei quali uno sensibilmente più grande. In uno stadio seguente ogni massa ha 4 nuclei, dei quali, ancora, uno più grande. Così sempre, negli stadî seguenti, uno dei nuclei si distingue per le sue dimensioni e per la cromaticità del suo reticolo. Ai nuclei (contrariamente a quanto le figure mostrano), corrispondono cellule distinte, il citoplasma delle quali si presenta frequentemente condensato in masse sferiche cromofile.

Al termine della moltiplicazione cellulare lo sporoblasto ha 6 nuclei piccoli ed uno grande. In un solo caso gli Autori „hanno creduto di distinguere 7 piccoli nuclei".

Vi è un sincronismo rigoroso nello sviluppo delle 8 copule.

Ogni massa si divide in due parti che si evolvono separatamente: l'una, composta dalle 6 cellule piccole, formerà l'involucro sporale; l'altra, costituita dalla cellula grande, il cui nucleo immediatamente si suddivide, darà origine al „tessuto germinale".

Sviluppo dell'involucro sporale. Tre cellule si dispongono alla periferia, e le altre 3 nell'interno delle precedenti, in posizione alterna: le prime danno origine al guscio, le altre alle capsule polari.

Le 3 cellule del guscio crescono considerevolmente e si uniscono lungo linee convergenti, formanti fra loro angoli di 120°, lasciando aperto, ad un polo, un piccolo orifizio circolare. Il loro nucleo, da prima visibilissimo, appare alla fine ridotto a due piccoli granuli separati da un sottile sepimento. Gli Autori pensano che possa aver luogo una divisione in due delle cellule del guscio.

Sviluppo del tessuto germinale. Nella cellula germinale isolata incomincia la moltiplicazione nucleare, attivissima al-

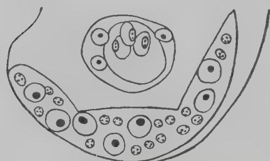


Fig. L.

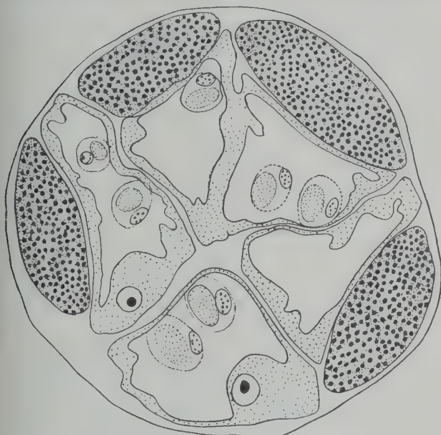
Fig. L. *Sphaeractinomyxon stolci* C. e M. Porzione di una cisti: massa germinale e involucro. × 1150. Sec. CAULLERY e MESNIL Fig. 41.

l'inizio, così che gli Autori non hanno potuto seguirne le prime fasi. Essi rappresentano stadî nei quali le 8 masse germinali, di forma lenticolare, possiedono numerosi nuclei (al minimo 4) e sono addossate all'involucro (Fig. L).

I nuclei situati nel centro della masse sono più grandi degli altri. I nuclei piccoli aumentano progressivamente di numero, moltiplicandosi per cariocinesi che si compiono ad intervalli.

l nuclei grandi hanno funzione trofica, e scompaiono, con molta irrgolarità, in una fase più o meno avanzata dello sviluppo.

Penetrazione delle masse germinali nelle spore. Terminata la moltiplicazione dei nuclei germinativi (Fig. M) ogni massa penetra nella spora corrispondente: verosimilmente passando a traverso l'orifizio che abbiamo visto trovarsi nel guscio, al polo opposto a quello in cui si trovano le capsule polari. Si trovano nelle cisti spore già piene assieme a spore ancora vuote.



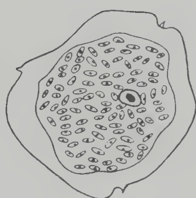




Fig. M. Fig. N. Fig. O.

Sphaeractinomyxon stolci C. e M.

Fig. M. Cisti con masse germinali e involucri al termine dello sviluppo.

Fig. N. Sezione di una spora matura, con contenuto germinale suddiviso in sporozoiti. × 1150.

Fig. O. Uno sporozoite. — Sec. Caullery et Mesnil Fig. 44, 48, 49.

La massa germinale, nelle spore mature (Fig. N e O), appare suddivisa in piccoli corpi mononucleati di forma allungata (sporozoiti).

Le spore sono sferiche, coperte da un guscio membranoso, che presenta, qua e là, gruppi di piccole vescicole rifrangenti, leggermente colorate in giallo. Esse si trovano sempre riunite nelle cisti, compresse reciprocamente, e con disposizione regolare: una occupa uno dei poli, 4 un piano equatoriale, le altre tre il polo opposto. Sono orientate in modo da rivolgere verso il centro della cisti il polo in cui si trovano le capsule polari, racchiuse in una cellula ellittica. Nelle capsule è contenuto il filamento, devaginabile a tra-

verso un piccolo foro del guscio. Sulla superfice della spora le tre linee di sutura costituiscono tre archi di cerchio, formanti fra loro angoli di 120°, che si riuniscono ai poli.

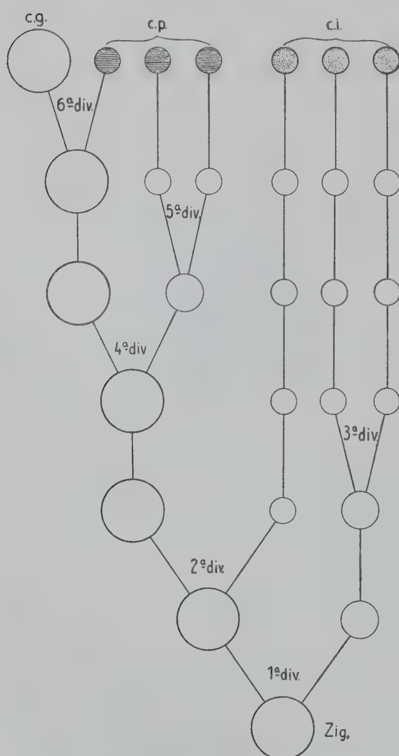
3. *Sphaeractinomyxon gigas* GR.

GRANATA 1923, p. 169. Tav. 8, fig. 46—54; tav. 9, Fig. 55—65; (fig. P—S).

F a s e d i m o l t i p l i c a z i o n e (Schema III).

1ª d i v i s i o n e.

Lo stadio più precoce da me osservato (fig. 46) è una anafase avanzata. La cellula manifesta una evidente polarità. È allungata, arrotondata ad uno dei poli, assottigliata all' altro polo: a quello cioè in cui, nella teleofase seguente, si inizierà la separazione di una piccola cellula di volume uguale a circa $^1/_8$ del volume della cellula madre. Al fuso, stretto e allungato, sono disposti due gruppi di 4 piccoli cromosomi.



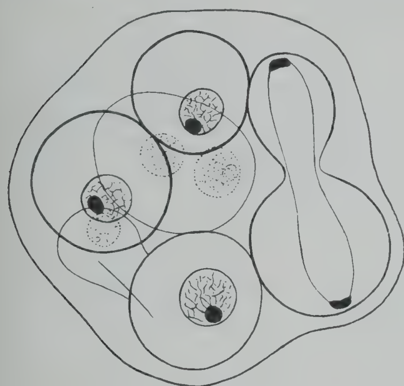
Schema III. *Sphaeractinomyxon gigas* GR. Evoluzione dello sporoplasto.

La fig. 47 rappresenta una teleofase avanzata. La cromatina è addensata ai poli del fuso; il corpo cellulare ha già iniziato la divisione. (Si noti la differenza di struttura del citoplasma delle due cellule.)

Nella fig. 48 si vedono le du e cellule completamente individualizzate, coi nuclei ricostituiti. In un gruppo l' avanzo del fuso appare (cfr. fig. 30, tav. II) come un tenue filamento cromatico; nell' altro gruppo si vede la linea di separazione delle due cellule rinforzata da una serie di minuti granuli formente cromatici (pezzo intermedio; cfr. fig. 41, tav. 7).

Il gruppo situato in basso nella cisti è in uno stadio anteriore rispetto all' altro. In esso la cellula piccola appare allungata, quasi

fusiforme (un' altra piccola cellula simile si vede più in basso, nella stessa cisti). In seguito la piccola cellula appare arrotondata: ho rappresentato nella Fig. Q questo stadio, nel quale si vedono grandi e piccole cellule la cui interdipendenza è rivelata, in qualche caso, solo dalla presenza dell' avanzo del fuso, con l' aspetto già indicato.



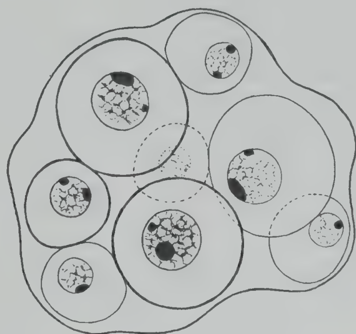


Fig. P. (Ingr. 1500 diam.) Fig. Q.

Una fase seguente appare iniziata nel gruppo posto in alto della fig. 48. La piccola cellula incomincia, per così dire, a schiacciarsi sulla cellula grande, fino a costituire su questa una specie di calotta (fig. 49). Fenomeni simili hanno descritto Keysselitz ed altri (vedi p. 186) in casi di divisioni ineguali, e devono logicamente interpretarsi come dovuti ad una certa plasticità della cellula piccola rispetto alla grande ed al fatto che, forse per ragioni di massa, la più grande esercita sull' altra un' attrazione.

I nuclei delle due cellule si differenziano, oltre che per le dimensioni, per la loro struttura. Il nucleo della cellula minore presenta, con grande regolarità, due piccoli cariosomi sferici, situati, più o meno esattamente, a due poli opposti, e cromatina suddivisa in granuli su un reticolo. I nuclei grandi, fortemente cromatici, hanno uno o due grossi cariosomi sferici o ovali, di dimensioni diverse, e cromatina distribuita in granuli più o meno ammassati o in tenui filamenti. Questa struttura nucleare si mantiene costante anche nella generazioni cellulari seguenti.

Lo svolgimento della 1ª divisione non è sempre sincrono in tutti gli sporoblasti. Nella cisti rappresentata dalla Fig. P si vedono: una copula, una 1ª divisione in teleofase, una 1ª divisione già compiuta.

2ª divisione.

La 2ª divisione interessa la cellula grande, e si compie in modo che la 2ª cellula piccola che ne risulta viene a trovarsi situata lateralmente alla 1ª che, nel frattempo, riprende la sua forma rotondeggiante. Nelle fig. 50 e 51 si vedono una anafase iniziale ed una teleofase avanzata di questa divisione. La 2ª cellula piccola è, tipicamente, di volume $^1/_2$ della 1ª.

3ª divisione.

Quando la 2ª cellula piccola è completamente ricostituita la 1ª entra in divisione. Si vede nella fig. 52 la 1ª cellula piccola in profase, con cromatina addensata in quattro masse rotondeggianti (cromosomi?); in un piano inferiore la 2ª cellula piccola ancora collegata alla cellula grande dagli avanzi del fuso.

In questa stessa fase indubbiamente si trovano gli sporoblasti rappresentati da CAULLERY e MESNIL nella fig. 32 e nella fig. 33 (a sinistra, in alto): si vedono tre nuclei, uno dei quali sensibilmente più grande degli altri. In uno sporoblasto della fig. 32 (in alto) ed in quello della fig. 33 la cromatina di uno dei piccoli nuclei è condensata, e probabilmente si inizia — come anche gli Autori dicono — una mitosi.

La 3ª divisione si compie in un piano perpendicolare a quello della 1ª, come appare dalla fig. 53, nella quale sono rappresentati 3 sporoblasti nei quali la 2ª divisione è — rispettivamente — in metafase, anafase e teleofase. È certamente quest'ultimo stadio (teleofase) della 3ª divisione che si trova rappresentato in alto, a destra, nella fig. 33 di CAULLERY e MESNIL.

Al termine della 3ª divisione lo sporoblasto consta di 4 cellule, delle quali 3 piccole ed una grande (fig. 54); e certo questa è una fase di lunga durata, giacchè più frequentemente di ogni altra la si ritrova nei preparati.

Le piccole cellule vengono a trovarsi in un piano tangente ad un polo della cellula grande, disposte in modo da realizzare una simmetria ternaria: è da esse che prenderà origine il guscio della spora.

La cellula grande mostra tipicamente un grosso nucleo spostato verso il polo sul quale si adagiano le cellule del guscio. Al polo opposto l' area cellulare è più o meno estesamente occupata da un grosso corpo alquanto cromofilo, di forma irregolare, ora sferico, ora irregolarmente allungato, circondato da uno strato di granuli cromatici evidenti. In una fase seguente un corpo di aspetto simile,

ma di forma sempre sferica, si vede apparire anche nelle cellule piccole.

Anche CAULLERY e MESNIL hanno notato la presenza di questo corpo, senza peraltro darne una interpretazione.

È da escludere senz' altro che si tratti degli avanzi del fuso: si può talvolta vederlo nelle cellule del guscio, perfettamente individualizzato, durante la teleofase della 3ª divisione, come un corpo del tutto indipendente dalle fibre fusoriali. Ritengo si debba considerarlo come un accumulo di materiali trofici. Lo si vede scomparire nella cellula grande quanto incomincia l'evoluzione del tessuto germinale, nelle cellule del guscio quando incomincia la loro differenziazione. Evidentemente l'uno e l'altro fatto sono legati alla presenza di questi materiali nutritivi.

4ª divisione.

La 4ª divisione interessa ancora la cellula grande, e si compie in modo che la 4ª piccola cellula che ne risulta viene a trovarsi in mezzo alle 3 cellule del guscio.

La fig. 55 rappresenta una metafase. Il fuso, come sempre assai piccolo, e con una quantità di cromatina estremamente tenue rispetto alla massa del nucleo in riposo, viene a trovarsi (la figura rende questo assai imperfettamente) in mezzo alle 3 cellule del guscio, circondato da un cono citoplasmatico che sporge, per così dire, dalla cellula grande. Nella parte inferiore di quest'ultima, al di sotto del fuso, si trova il corpo cromatoide del quale abbiamo già parlato. La grande massa di granuli cromatici che in questa fase si nota, in rapporto alla piccola massa di cromatina che si trova all'equatore del fuso, fa pensare che abbia luogo, durante le divisioni, una espulsione di materiali nucleari destinati ad arricchire il citoplasma di sostanze trofiche.

La fig. 56 mostra una teleofase della 4ª divisione.

Nella fig. 57 — specialmente in uno degli sporoblasti (a sinistra, in alto) si vede la divisione giunta al suo termine. I due nuclei sono ricostituiti: si noti la presenza di un tenue filamento cromatico (avanzo del fuso) che riunisce la 4ª piccola cellula alla cellula grande. Le cellule dell'involucro mostrano le masse cromatoidi sferiche.

Nella fig. 58 è rappresentato, visto dall'alto, il gruppo di 4 cellule piccole: di cui tre esterne (cellule del guscio) ed una interna.

5ª e 6ª divisione.

La 5ª e la 6ª divisione corrispondono, rispettivamente, alla 2ª ed alla 3ª, e cioè: la 5ª interessa la 1ª cellula piccola interna, la

6ª interessa ancora la cellula grande, dando origine ad una 3ª piccola cellula interna.

Queste divisioni si compiono assai rapidamente e, per lo più, contemporaneamente. La fig. 59 rappresenta le due divisioni in teleofase, viste dall'alto.

Le 3 piccole cellule interne si dispongono in posizione alterna con le 3 cellule del guscio (fig. 60, in basso), e sono destinate a formare le capsule polari. La cellula grande rappresenta la cellula germinale.

Fase di sviluppo.

7ª divisione.

Il nucleo della cellula germinale si divide. Disgraziatamente non mi è stato possibile seguire lo svolgimento di questa divisione che, da qualche dato che possiedo, ritengo si compia per mitosi. Si trovano stadî, come quello rappresentato dalla fig. 61, in cui si vedono, nella cellula germinale, due nuclei, con cariosoma e reticolo regolarissimo, e masse cromatiche irregolari libere nel citoplasma. Il corpo cromatoide è scomparso; il citoplasma ha una struttura fittamente granulosa.

In questo stadio le masse cellulari sono orientate, tipicamente, in modo che i gruppi delle cellule accessorie delle spore si trovano riunite nel centro della cisti, mentre le cellule germinali si trovano alla periferia.

Sviluppo delle masse germinali.

Lo stadio più precoce che ho potuto osservare è quello rappresentato dalla fig. 62. Le cellule germinali binucleate si distaccano dalle cellule dell'involucro sporale e, conservando forma rotondeggiante, rapidamente aumentano di volume. Il citoplasma mostra ancora la struttura granulosa dello stadio precedente. Profonde modificazioni si notano invece nella struttura nucleare.

I due grossi nuclei, sferici o ovali, mostrano un reticolo perfettamente acromatico, e due o più cariosomi sferici, di dimensioni differenti. Nel citoplasma: masse cromatiche diverse ed uno o due piccoli nuclei, con cromatina addensata alla periferia.

In una fase seguente (fig. 62, 63; Fig. R) le masse si addossano all'involucro. I grossi nuclei, ovali, a contorni regolarissimi, presentano allora un solo cariosoma, sferico. Nel citoplasma: masse cromatiche ed un numero sempre crescente di piccoli nuclei, in riposo o in mitosi.

Riguardo agli stadî ulteriori non posso che confermare i dati di CAULLERY e MESNIL (cfr. p. 171 Fig. L—O).

Sviluppo degli involucri sporali.

Lo stadio più precoce, che è anche il più frequente nei miei preparati, è quello rappresentato dalla fig. 65: le cellule del guscio si sono estese formando una cavità completamente occupata dalle cellule polari, che appaiono sferiche, con citoplasma interrotto da ampî vacuoli e contenente, in una cavità a limiti ben definiti, una massa rifrangente che rappresenta l'abbozzo della capsula. Nei preparati questa manifesta una spiccatissima elettività pei colori plasmatici.

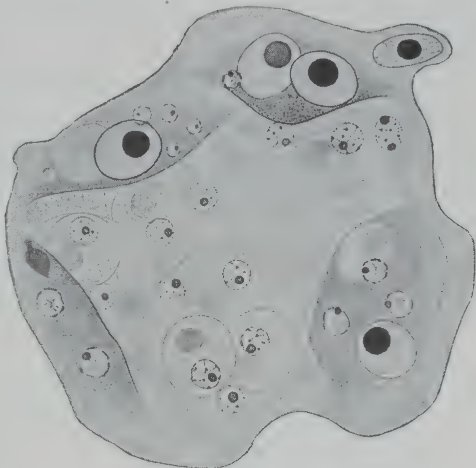


Fig. R.
(Bouin-Heid. × 1500.)

I nuclei delle cellule del guscio sono ovali, quelli delle cellule polari sono sferici: ambedue scarsamente cromatici, con reticolo regolare e cariosoma.

Lo studio della struttura dell'involucro nelle fasi ulteriori di sviluppo può essere fatto solo rompendo le cisti. Gli involucri, nell'acqua, si distendono ed appaiono quali sono rappresentati, in due stadî successivi, dalle Fig. S e T.

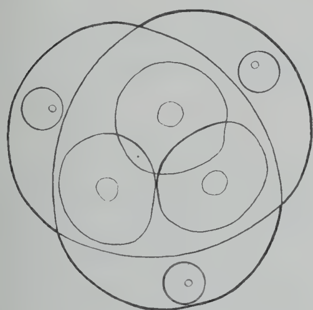


Fig. S.

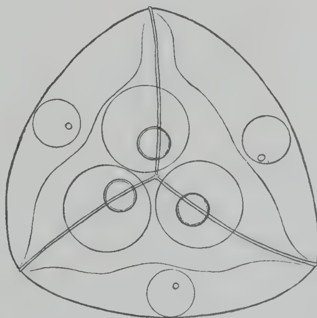


Fig. T.

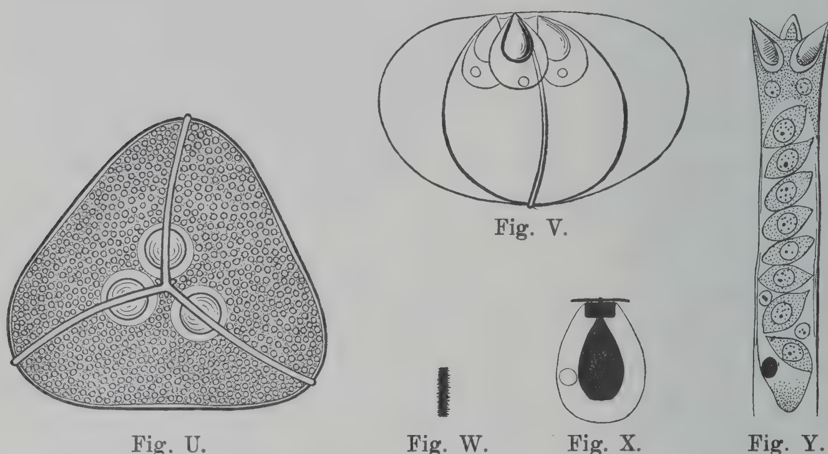
(Ingr. ca. 1000 diam.)

Al termine dello sviluppo Caullery e Mesnil non vedono più il grosso nucleo delle cellule del guscio (cfr. Fig. M), ma due piccoli granuli cromatici, divisi da un sepimento: sembra perciò

a questi Autori che abbia luogo una divisione delle cellule del guscio. Io non ho trovato conferma di questo fatto. I nuclei delle cellule del guscio perdono a poco a poco la loro cromaticità, ed alla fine contengono solo due granuli cromatici, per lo più di dimensioni diverse; ma nulla lascia supporre l'esistenza di una divisione.

Penetrazione delle masse germinali nelle spore.

Le spore presentano, come quelle di *Sph. stolci* (C. e M. fig. 47), un' apertura circolare situata al polo opposto a quello delle capsule polari; attraverso questa apertura le masse germinali mature penetrano nell' involucro.



Sphaeractinomyxon gigas GR. Spora matura vista da un polo (Fig. U) e di lato Fig. V. × 1000 diam. Dal vivente. Sec. GRANATA 1923, Fig. 2, 3.

Fig. Y. *Triactinomyxon ignotum* ST. Estremità dell' asse mediano della spora matura. Sec. LÉGER 1904 a, Fig. IV.

Le spore mature.

Le spore hanno la forma di una bipiramide trigonale a facce curve, con vertici più o meno arrotondati. Il guscio appare come una spessa membrana a doppio contorno. Le linee di sutura, spesse, rilevate, che spiccano — osservate nel vivente — come linee rifrangenti, appaiono, nei preparati, dentellate come mostra la Fig. W. Le capsule polari, nell' interno delle quali spesso è visibile, nel vivente, il filamento spirale, si aprono all' esterno a traverso aperture circolari a contorni molto ispessiti (Fig. X). Le spore si trovano sempre racchiuse nelle cisti.

4. *Triactinomyxon ignotum* Stolc.

Léger 1904. (Fig. Y.)

Lo sviluppo non differisce essenzialmente da quello di *Sphaeractinomyxon*. Delle 6 cellule dell'involucro 3 diventano le cellule polari, e le altre 3 formano il guscio, dalla caratteristica forma ad ancora a tre braccia.

Le masse germinali hanno, a maturità, 10 nuclei, due dei quali sono nuclei residuali. Il protoplasma si divide in 8 corpi da prima sferici, poi ovoidi, mononucleati (sporozoiti).

Le poche osservazioni che ho potuto compiere su questa specie mi permettono di confermare i dati di Léger per quanto riguarda l'evoluzione indipendente delle masse germinali e degli involucri sporali, e la risoluzione delle masse germinali in sporozoiti. Disgraziatamente non mi è stato possibile rilevare altri dettagli di struttura.

Le cisti, contenute nell'epitelio intestinale, appaiono avvolte da uno spesso strato di granuli, che rappresentano evidentemente una reazione del tessuto invaso.

5. *Triactinomyxon sp.* Léger.

Léger 1904 b.

La massa germinale si risolve in 32 sporozoiti, l'individualizzazione dei quali si effettua per lo più quando la spora è già completamente formata; in *T. ignotum* invece è assai precoce.

6. *Triactinomyxon magnum* Gr.

Granata 1923 p. 177. Tav. 9, fig. 68, 69.

La fase di moltiplicazione si svolge esattamente come in *Sphaeractinomyxon*.

Nella fig. 68 (*a*) si vede una profase della 2ª div. (cfr. Schema III); in *b* la stessa divisione è in teleofase; in *c* e in *d* sono rappresentati due stadî successivi della 3ª div., per cui si giunge allo stadio a 4 cellule (fig. 69) di cui tre piccole (cellule del guscio) ed una più grande.

Le divisioni ulteriori, che mi è stato impossibile rappresentare con esattezza, a causa delle piccole dimensioni, si svolgono — per quanto mi consta — come in *Sphaeractinomyxon*, e si ha così lo stadio a 7 cellule, di cui una — più grande — è la cellula germinale; le altre 6 (cellule accessorie) si orientano in posizione alterna, in modo che i loro nuclei vengono a trovarsi disposti, a tre a tre, su due piani.

La cellula germinale subisce una prima divisione nucleare (7ª div.) e si distacca, senza peraltro separarsi come avviene in *Sphaeractinomyxon*, dalle altre; si inizia quindi nel suo interno una attiva motiplicazione nucleare per cui ne risultano 16 nuclei germinali e due (o più?) nuclei somatici.

Contemporaneamente procede lo sviluppo dell' involucro. Le cellule del guscio presentano anzitutto dei prolungamenti, disposti a guisa di tripode, attorno alla cellula germinale. Tali prolungamenti si estendono gradatamente, ed in un primo stadio, la coartazione dovuta ai fissatori li riduce tali da apparire come filamenti sottili. Nell' interno delle cisti si vedono allora le otto masse germinali in via di sviluppo, e gli otto involucri costituiti dalle capsule polari — già formate — dalla base delle quali si partono 3 sottili propagini.

I tre prolungamenti si estendono fino a giungere a contatto reciproco ed a riunirsi in modo che le linee di sutura costituiscono i tre spigoli verticali di un prisma triangolare, il quale sarà l' asse mediano della caratteristica spora ad àncora. I tre nuclei, da prima situati alla base dei prolungamenti iniziali, subito ad di sotto delle cellule polari, si spostano verso il basso, ed a loro livello le cellule si dilatano per formare le braccia dell' ancora.

Le masse germinali delle spore contenute nelle cisti appaiono indivise. L' individualizzazione degli sporozoiti ha luogo probabilmente al momento della deiscenza delle spore stesse, nell' intestino del nuovo ospite.

7. *Neoactinomyxum globosum* Gr.

Tav. 10, fig. 77—84.

La fig. 77 rappresenta una metafase della 2ª divisione: basta confrontare questa con la fig. 50 (tav. 3) per rilevare una perfetta analogia di comportamento con *Sphaeractinomyxon*. La 2ª e la 3ª divisione si compiono ugualmente in modo analogo a quanto abbiamo già veduto nelle altre forme. Nello stadio a 4 cellule (fig. 78) la cellula germinale ha dimensioni di poco maggiori di quelle delle cellule del guscio (cfr. stadio a 4 cellule di *Triactinomyxon magnum*: fig. 69, tav. IV).

In questo stadio, contrariamente a quanto avviene nelle altre forme, le cellule del guscio, prima che si inizi la 4ª divisione, si appiattiscono sulla cellula germinale, avvolgendola quasi completamente (fig. 79). Si notano, nel citoplasma, corpi cromatici corrispondenti, verosimilmente, a quelli di *Sphaeractinomyxon*.

Non ho potuto seguire la 4ª e la 5ª divisione. La fig. 80 rap-

presenta lo stadio a 6 cellule, costituito dalla cellula germinale, dalle 3 cellule del guscio e da 2 cellule polari.

La 6ª divisione interessa la cellula germinale e si svolge in modo che ne risultano: una piccola cellula (3ª cellula polare) ed una grande cellula, che viene a trovarsi al di fuori del gruppo delle 6 cellule accessorie.

La fig. 81 rappresenta l'inizio della differenziazione delle cellule dell' involucro. Le cellule del guscio cominciano a rigonfiarsi assumendo la forma caratteristica della spora matura; i nuclei appaiono di forma allungata e con cromatina fortemente addensata.

In uno stadio seguente si trova l'involucro completamente formato, contenente la massa germinale che rapidamente compie il suo sviluppo.

Uno degli stadî più precoci da me osservati è rappresentato dalla fig. 82. In una massa fondamentale indivisa si trovano due o tre piccoli nuclei con cromatina addensata in un cariosoma centrale, e 4 cellule, di cui una più grande delle altre, con cariosoma centrale e cromatina periferica. I piccoli nuclei rappresentano probabilmente i nuclei somatici. Le cellule si moltiplicano fino a darne 16 (fig. 83) che rappresentano gli sporozoiti.

Indubbiamente lo studio dello sviluppo di questa forma merita di essere ripreso. Un fatto importante è da mettere in rilievo: mentre in tutte le altre forme l'individualizzazione degli sporozoiti si compie, più o meno precocemente, ma sempre al termine della moltiplicazione nucleare, in questo caso l'individualizzazione sembra precedere la moltiplicazione.

Le spore, vedute racchiuse nella cisti (fig. 84) si presentano, nel vivente, come masse globulari, leggermente allungate, che possono essere rappresentate (cfr. fig. 83) come sfere di 10—12 μ di diam. ad un polo delle quali sia sovrapposta una piccola calotta, sporgente di 2—3 μ, e costituita dalle cellule polari.

Le cellule del guscio non sono visibili: solo i loro nuclei appaiono come piccoli corpi rifrangenti.

Nei preparati fissati e colorati le cellule del guscio si vedono talvolta (fig. 83) come linee irregolari attorno alle masse germinali. I loro nuclei hanno una membrana di spessore irregolare e fortemente cromatica.

Nelle spore rese libere nell' acqua per rottura della cisti le cellule del guscio si estendono, ed appaiono come tre spicchi sferici disposti longitudinalmente attorno alla massa germinale. Le linee di sutura decorrono la un polo all' altro, lasciando, al polo opposto a quello

delle capsule, una piccola apertura circolare. A traverso questa escono gli sporozoiti, sferici, di circa 2 μ di diam. L'involucro della spora, da un punto di vista geometrico, è (Fig. Z) un solido formato da 3 spicchi sferici, incavati internamente per contenere la

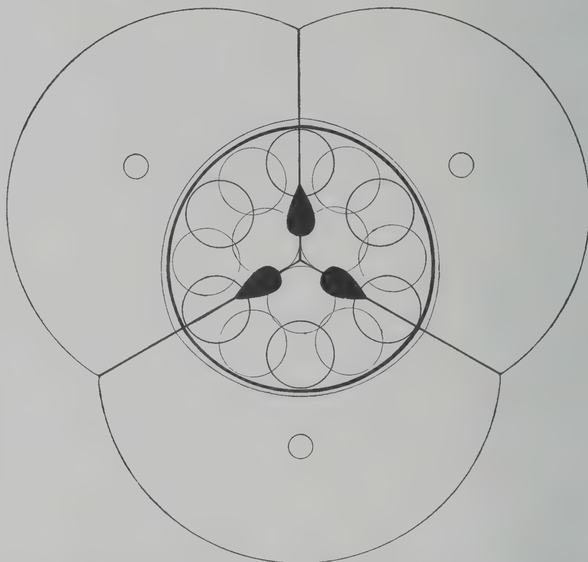


Fig. Z. *Neoactinomyxum globosum* GR. Rappresentazione schematica di una spora matura veduta in sezione ottica. Sec. GRANATA 1922, Fig. 2.

massa germinale, ciascuno dei quali può essere considerato come risultante dalla rotazione di 120° di 2 semicerchi eccentrici e con raggio tale che il raggio del primo sta a quello del secondo come 3:4.

Le cisti misurano da 30 a 40 μ di diametro.

Riassunto.

L'evoluzione degli sporoblasti comprende:

1° Una fase di moltiplicazione.

2° Una fase di sviluppo.

Durante la fase di moltiplicazione si individualizzano le cellule accessorie della spora e la cellula germinale. I fenomeni si svolgono in modo analogo in *Tetractinomyxon* e negli altri Attinomissidi.

In *Tetractinomyxon* si compiono 7 divisioni, per cui risultano 7 cellule accessorie (3 per l'epispora, una per l'endospora, 3 per le capsule polari), ed una cellula germinale mononucleata (Schema II).

Negli altri Attinomissidi si compiono 6 divisioni, per cui risultano 6 cellule accessorie (3 per il guscio, 3 per le capsule polari) ed una cellula germinale mononucleata (Schema III).

In tutti i casi la formazione delle cellule del guscio precede la formazione delle cellule polari.

All' inizio della fase di sviluppo il nucleo della cellula germinale si divide. In *Tetractinomyxon* questa (8ª divisione) è una divisione ineguale e corrisponde alla divisione differenziale degli elementi binucleati iniziali degli altri Attinomissidi (v. § A).

In *Sphaeractinomyxon* il nucleo della cellula germinale si divide (7ª divisione) in due nuclei uguali. Quindi le 8 cellule germinali si distaccano dagli 8 gruppi di cellule accessorie per evolversi separatamente.

Le cellule accessorie si orientano e si differenziano per formare l'involucro; le cellule germinali si addossano alla parete cistica dove completano la loro evoluzione, formando una „massa germinale" con grossi „nuclei somatici" e piccoli „nuclei propagativi". A maturità la masse germinali penetrano negli involucri. Attorno ad ogni nucleo propagativo si differenzia una porzione di protoplasma per formare „sporozoiti" mononucleati.

Gli stessi fenomeni avvengono nello sviluppo degli sporoblasti di *Triactinomyxon ignotum* St.

In *Triactinomyxon magnum* Gr. ed in *Neoactinomyxon globosum* Gr. lo sviluppo della massa germinale è indipendente, ma concorde con lo sviluppo dell' involucro così che le masse germinali anzichè penetrare, a maturità, negli involucri già formati, vengono a trovarsi, in conseguenza del meccanismo stesso di formazione, racchiuse, alla fine, in questi.

La membrana cistica presiede indubbiamente, come abbiamo già rilevato (cfr. § A p. 159) ad una funzione trofica. Il meccanismo della sporogenesi di *Sphaeractinomyxon* va interpretato in questo senso: le masse germinali si dispongono, durante lo sviluppo, nelle condizioni più favorevoli per una attiva nutrizione osmotica.

La permanenza delle masse germinali stesse a contatto dell'involucro rappresenta una „fase trofica". Condizioni diverse di nutrizione in ambienti diversi possono modificare la durata di questa fase, fino ad annullarla — come in *Triactinomyxon magnum* — del tutto.

In *Triactinomyxon*, *Sphaeractinomyxon*, *Neoactinomyxum* — e verosimilmente in tutte le forme — la massa germinale si risolve in sporozoiti mononucleati.

Le cellule del guscio si differenziano, nel corso dello sviluppo, in modo caratteristico pei varî generi.

D. Deiscenza delle spore, inizio e propagazione dell' infezione, autoinfezione.

Già STOLC ha notato la resistenza delle spore degli Attinomissidi, che possono conservarsi integre, difese come sono dal loro involucro, nell' ambiente esterno. KOFOID [1]) ha ritrovato le spore nel plancton.

La deiscenza delle spore, come LÉGER ha osservato in *Triactinomyxon*, avviene a traverso il foro posto costantemente al polo opposto a quello nel quale si trovano le capsule polari. Lo stesso fatto io ho osservato anche in *Neoactinomyxum*.

Le cisti nelle forme epiteliali vengono portate all' esterno a traverso l' intestino; nelle forme celomiche evidentemente esse vengono a trovarsi libere in seguito alla morte dell' ospite. Mi è avvenuto di trovare dei *Limnodrilus* in stato di decomposizione pieni di spore di *Sphaeractinomyxon* che non mostravano alcuna traccia di alterazione.

L' involucro delle cisti, sottilissimo sempre a maturità, facilmente si spezza. Le spore, come LÉGER ha già notato, e come io stesso ho potuto ripetutamente osservare, nell' acqua si distendono, acquistano la loro forma caratteristica; in *Triactinomyxon* le cellule del guscio, ripiegate, nell' interno della cisti, in modo caratteristico, a cannocchiale, si devaginano; in *Neoactinomyxum* si rigonfiano; e in tutti i casi funzionano probabilmente come un apparecchio di galleggiamento. In *Neoactinomyxum* ed in *Sphaeractinomyxon* ho potuto constatare che le spore si orientano in modo che le capsule polari si trovano sempre in alto.

Il nuovo ospite ingerisce cisti o spore libere. Nel primo caso la liberazione delle spore si compie nell' intestino. In ogni caso le capsule polari emettono i filamenti, che servono come apparecchio di fissazione, gli sporozoiti fuoriescono dal guscio ed invadono l' epitelio; quì le forme epiteliali si localizzano, mentre le forme celomiche non fanno che attraversare, verosimilmente in modo rapidissimo, e senza che l' epitelio stesso reagisca in modo sensibile. Questo può spiegare il fatto che non è possibile constatare la presenza di stadî intraepiteliali delle forme celomiche (cfr. § A).

CAULLERY e MESNIL hanno tentato invano di ottenere delle infezioni artificiali. Lo stesso tentativo io ho ripetuto, senza successo,

---

[1]) Citato da DOFLEIN 1916 p. 1056.

tenendo dei *Limnodrilus* indenni in acqua contenente cisti e spore di *Triactinomyxon*, di *Sphaeractinomyxon* e di *Neoactinomyxum*. D'altra parte non si nota un aumento del numero degli individui infetti nei saggi di fango tenuti in laboratorio. Caullery e Mesnil hanno fatto la stessa osservazione, notando anche che non si compieva, negli oligocheti conservati in laboratorio, una evoluzione degli stadî giovani in spore.

Ma gli ospiti presentavano, in quel caso, caratteri evidenti di alterazione, dovuta alle condizioni difettose di vita, che nel caso dei *Limnodrilus* non trovano riscontro.

Io ritengo che non avvenga normalmente una propagazione immediata da un ospite all'altro, e cioè che le spore non siano capaci di infettare un nuovo ospite, se non dopo un certo periodo di „maturazione", durante il quale — verosimilmente — esse possono resistere anche al disseccamento.

Per giungere alla dimostrazione di questo ho cercato di realizzare, in laboratorio, condizioni analoghe a quelle che esistono nei piccoli corsi d'acqua nei quali vivono i *Limnodrilus*, facendo disseccare all'aria libera saggi di fango contenenti *Limnodrilus* infetti, e immettendovi successivamente acqua e vermi.

I risultati di queste esperienze, che mi propongo di continuare, sono ancora scarsi e non sicuri. Ho trovato tuttavia un caso di infezione limitatissima di *Neoactinomyxum* che ho ragione di ritenere sia dovuta ad ingestione di spore rimaste lungamente nell'acqua e sottoposte a disseccamento: disgraziatamente l'impossibilità di riconoscere con certezza dall'esterno gli individui indenni non mi permette di escludere in modo assoluto che si trattasse di infezione acquisita precedentemente.

La possibilità di una autoinfezione è ammessa — come è noto — da molti nel caso dei Missosporidi (Auerbach 1910 p. 66, Debaisieux 1922).

Nel caso degli Attinomissidi l'esistenza di questo fenomeno è ammessa da Léger e da Ikeda in *Triactinomyxon ignotum* St. ed in *Tetractinomyxon*, e cioè in una forma epiteliale ed in una forma celomica.

Secondo Léger (1904 b) le cisti mature di *Triactinomyxon* cadono nell'intestino dell'ospite, dove per la più devono rompersi e mettere in libertà le spore, dalle quali escono quindi gli sporozoiti capaci di invadere nuovamente l'epitelio. Questo spiega l'intensità dell'infezione in uno stesso individuo e il piccolo numero di individui infetti.

IKEDA trova le spore di *Tetractinomyxon* sia raggruppate nelle cisti, sia libere nel celoma dell'ospite; trova, di più, sporozoiti liberi e gusci vuoti: gli sporozoiti si accoppiano e riprendono il ciclo, i gusci sono aggrediti dai fagociti e distrutti. L'esistenza di una autoinfezione sembra quindi indiscutibile.

Al contrario CAULLERY e MESNIL trovano le spore di *Sphaeractinomyxon stolci* sempre raggruppate nelle cisti, e lo stesso fatto io ho constatato nelle forme celomiche da me studiate. Solo, nel caso di *Neoactinomyxum* mi è avvenuto di vedere cisti situate alla base dell'epitelio con involucri vuoti.

III. Discussione dei fatti.

In tutti gli Attinomissidi lo stadio iniziale della sporulazione è rappresentato da un gruppo di 4 cellule, delle quali 2 (cellule somatiche) costituiscono un involucro attorno alle altre 2 (cellule germinali).

La presenza di uno stadio iniziale a 4 cellule (od a 4 nuclei) nella sporogenesi dei Missosporidi è stata rilevata in un grande numero di forme dalla massima parte degli osservatori: i quali, peraltro, ne hanno indicata l'origine in modo diverso. Le varie interpretazioni possono essere riunite in 3 gruppi principali.

1º gruppo.

KEYSSELITZ (1908), *Myxobolus pfeifferi* THÉL. (Fig. A_1).

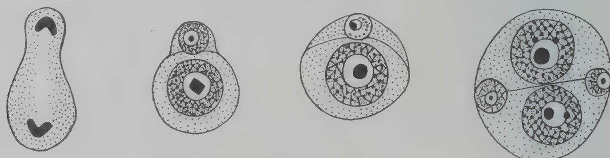


Fig. A_1. Sec. KEYSSELITZ, Tav. 13, Fig. 40, 41, 42, 46.

Gli elementi propagativi iniziali (cellule propagative di 1º ord.) si dividono mitoticamente per formare gruppi di 3 cellule „Dreiergruppe": cell. propagative di 2º ord.). Ognuna di queste subisce una divisione ineguale per cui si separa una piccola cellula che si appiattisce sulla cellula madre formando una sorta di calotta.

Due di tali coppie (provenienti da due diversi gruppi tricellulari?) si accollano l'una all'altra senza fondersi; confluiscono, in seguito, e si riuniscono, le due piccole cellule, che vengono a formare un involucro attorno alle grandi.

Schröder (1910), *Sphaeromyxa sabrazesi* Schr. (Fig. B[1]).

La divisione ineguale che in *Myxobolus*, secondo Keysselitz, separa le piccole cellule dell'involucro, interessa all'inizio solo il

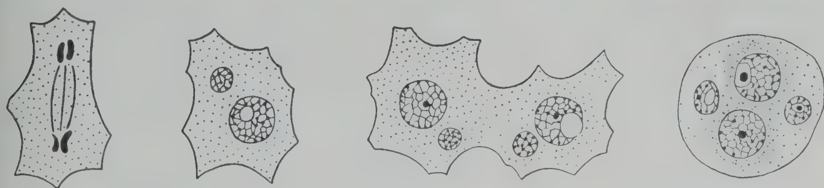


Fig. B_1. Sec. Schröder, Fig. 3, 4, 5, 7.

nucleo: così che, il nucleo somatico ed il nucleo germinale, rimangono nella stessa massa citoplasmatica indivisa. Due di tali elementi binucleati si associano, ed al contrario di quanto avviene in *Myxobolus*, ha luogo una fusione del loro citoplasma.

Erdmann (1917), *Chloromyxum leydigi* Ming. (Fig. C_1).

Due cellule propagative si avvicinano l'una all'altra. Quindi in ciascun nucleo (non sempre contemporaneamente) segue una divisione ineguale per cui prendono origine due grandi e due piccole

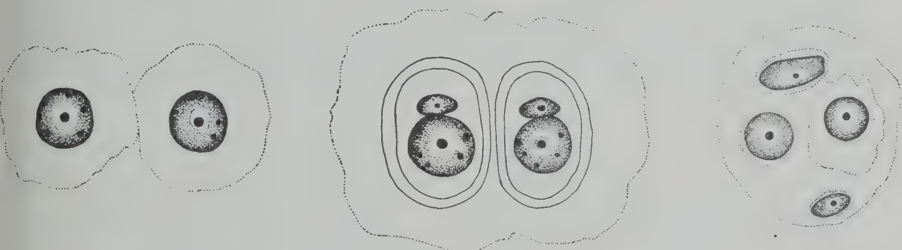


Fig. C_1. Sec. Erdmann, Tav. 20, Fig. 40, 50, 54.

cellule: le più grandi, ricche di citoplasma, con nucleo sferico, vescicolare; le più piccole con poco citoplasma, nucleo schiacciato, fortemente cromatico. Queste ultime si allontanano l'una dall'altra estendendosi, e vengono a contatto per costituire l'involucro.

Riassumendo: Lo stadio a 4 cellule è dovuto all'associazione di due coppie cellulari (Keysselitz) od alla fusione plasmogamica di cellule binucleate (Schröder), derivate dalla divisione ineguale di elementi mononucleati; o pure all' associazione di due cellule, che successivamente si dividono (Erdmann).

2º gruppo.

AWERINZEW (1908) *Ceratomyxa drepanopsettae* Aw. (Fig. D_1).

Il trofozoite possiede, all'inizio dello sviluppo, due nuclei perfettamente uguali che l' A. considera come derivati, „ohne allen Zweifel" dalla divisione di un nucleo unico iniziale. Per divisione successiva ciascuno dei due dà origine a due nuclei di dimensioni differenti. I due più piccoli, che appartengono allo stesso corpo protoplasmatico del trofozoite, sono destinati ad avere, durante lo sviluppo seguente, una funzione vegetativa. Attorno agli altri due si differenzia una porzione di citoplasma, e si costituiscono così due cellule germinali.

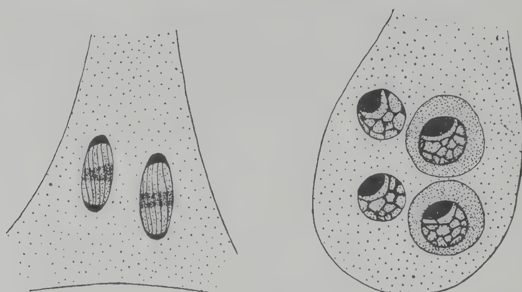


Fig. D_1. Sec. AWERINZEW, Taf. 7, Fig. 5, 6.

MAVOR (1906) *Ceratomyxa acadiensis* MAV. (Fig. E_1).

Il 1º stadio è — come AWERINZEW suppone in *C. drepanopsettae* — mononucleato, e lo stadio successivo, a due nuclei, è ugualmente derivato da quello per divisione. Ma questa è una divisione eteropola, dalla quale risultano un nucleo trofico ed un nucleo propagativo,

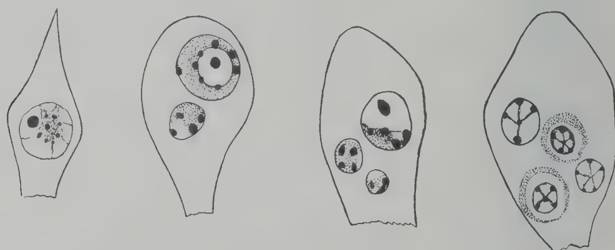


Fig. E_1. Sec. MAVOR, Tav. 1, Fig. 1—3, 9.

ben distinti l'uno dall' altro per dimensioni e cromaticità; quindi il nucleo trofico si divide (stadio a 3 nuclei: vedi oltre: SCHUURMANS STEKHOVEN). Per divisione successiva del nucleo propagativo si ha lo stadio a 4 nuclei.

SCHUURMANS-STEKHOVEN (1919) *Myxobolus schwellengrebeli* S. S. (Fig. F_1).

Le fasi iniziali bicellulari derivano dalla divisione eteropola di una cellula propagativa, e constano di una grossa cellula, alla quale

si sovrappone. una cellula più piccola come una calotta. La cellula minore di arrotonda; quindi la maggiore si divide mitoticamente. Si ha così uno stadio a 3 cellule, di cui due grandi ed una piccola. È evidente che — come l'A. osserva (p. 53) — la presenza di uno stadio a 3 cellule permette di escludere la possibilità di una copulazione di coppie bicellulari nel senso di Keysselitz. Generalmente però le divisioni della grande e della piccola cellula sono sincrone, e si forma direttamente lo stadio a 4 cellule (od a 4 nuclei).

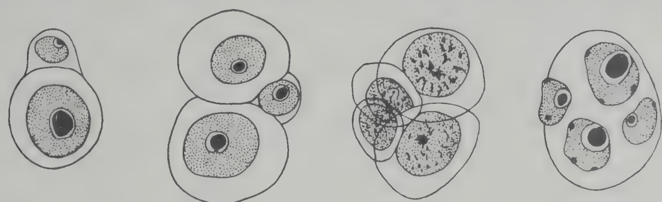


Fig. F_1. Sec. Schuurmans-Stekhoven, Tav. 3, Fig. 94, 105, 118, 126.

In un lavoro seguente lo stesso A. (1920) conferma per *Myxobolus destruens* S. S. l'origine delle forme iniziali bicellulari per divisione eteropola di un elemento mononucleato, e conferma le osservazioni precedenti, fissando nettamente (p. 283) che le forme iniziali a 4 cellule (o a 4 nuclei) non derivano da una copulazione di „gametoplasti“ (vedi oltre) nel senso di Keysselitz e di Schröder, ma sibbene da divisioni successive di un elemento mononucleato; ed escludendo anche la possibilità di una copulazione di elementi mononucleati nel senso di Erdmann.

Nello stesso modo interpretano l'origine dello stadio a 4 cellule Lo Giudice (1911, *Myxobolus ellipsoides* L. G.) Georgevitsch (1914, *Henneguya gigantea* Nem.), Davis (1923, *Lentospora ovalis* Dav.), Kudo (1923, *Myxosoma catastomi* K.).

Per tutti gli Autori sopracitati, dunque, lo stadio a 4 cellule ha origine per divisioni successive di un solo elemento mononucleato.

3° gruppo.

Parisi (1913) *Sphaerospora caudata* Par. (Fig. G_1).

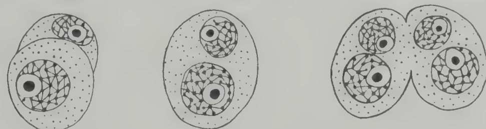


Fig. G_1. Sec. Parisi, Tav. 16, Fig. 12—14.

Lo stadio bicellulare è dovuto all'accoppiamento di un macro- e di un microgamete. Il citoplasma dei due gameti si fonde costi-

tuendo un elemento binucleato. Questo si unisce ad un altro elemento simile, succede un processo di plasmogamia, e si ha — come risultato — una grossa cellula a 4 nuclei, due a due uguali.

SOUTHWELL e PRASHAD (1918) *Myxobolus rohitae* S. e P. (Fig. H_1).

Macro- e microgameti si uniscono ed entrano successivamente in divisione: così che alla fine, nel citoplasma dei due gameti (che si sono nel frattempo fusi) si trovano 4 nuclei, due a due uguali,

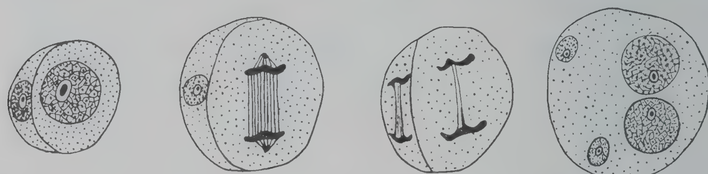


Fig. H_1. Sec. SOUTHWELL e PRASHAD, Tav. 11, Fig. 11, 14, 16, 17.

e cioè: due derivanti dalla divisione del nucleo del microgamete, e due (più grandi) derivanti dalla divisione del nucleo del macrogamete.

Riassumendo: Lo stadio a 4 cellule (o a 4 nuclei) deriva dalla fusione di due coppie di gameti (PARISI) o pure dalla divisione dei nuclei di due gameti associati (SOUTHWELL e PRASHAD).

Una copulazione di macro- e microgameti (= cellule propagative di II° ord. di KEYSSELITZ) seguita o pure no da cariogamia, all'inizio della sporogenesi, è stata descritta da MERCIER (1909, *Myxobolus pfeifferi* THÉL.), da SCHRÖDER (prima interpretazione: 1907), e da AUERBACH (1910—1912. *Myxidium bergense* AUERB.).

Secondo questi Autori i nuclei dell' involucro del pansporoblasto si individualizzano non già all' inizio della sporogenesi, ma più tardi, durante la formazione delle spore.

Uno stadio iniziale a 4 cellule (o 4 nuclei) manca: in *Sphaerospora dimorpha* DAV. (DAVIS, 1916), in *Ceratomyxa herouardi* GEORG. (GEORGEWITSCH, 1917), in *Leptotheca coris* ST. (STEMPELL, 1919). Questi casi saranno discussi in seguito.

Limitiamoci per ora a constatare che gli stadî a 4 cellule descritti nei Missosporidi non sono fra loro equivalenti.

Notiamo anzitutto come la differenza fra l'interpretazione degli Autori del 3° gruppo, e quelli dei gruppi 1° e 2°, si riferisce essenzialmente all'interpretazione delle figure che — secondo gli uni — rappresentano una fase di accoppiamento di macro- e microgameti,

secondo gli altri rappresentano il risultato di una divisione eteropola (divisione „differenziale“, v. p. 157) di una cellula propagativa.

I dati di PARISI (Fig. G_1, p. 189) si prestano assai bene per dimostrare come, invertendo l'ordine delle figure, si ha uno svolgimento esattamente uguale a quello indicato da SCHRÖDER (Fig. B_1; cfr. ERDMANN, 1917, p. 311).

Restano dunque di fronte le interpretazioni degli Autori del 1º e del 2º gruppo.

ERDMANN, STEMPELL tendono a generalizzare lo schema di KEYSSELITZ. In realtà i dati e le critiche di molti — e specialmente di SCHUURMANS-STEKHOVEN — lasciano assai dubbiosi sulla possibilità di ritenere che, in tutti i casi, il pansporoblasto abbia origine per associazione di 2 cellule propagative.

Per quanto riguarda gli Attinomissidi, è certo che lo svolgimento dei fenomeni in *Tetractinomyxon* — come già IKEDA ha rilevato — corrisponde esattamente allo schema di KEYSSELITZ. SCHUURMANS-STEKHOVEN (1919, p. 63) esprime, sull'esattezza dell'interpretazione di IKEDA, uno dubbio che non ritengo di poter condividere. Io stesso ho messo in rilievo, nello sviluppo di *Triactinomyxon magnum* GR. (p. 155, Fig. G) fatti che possono essere interpretati come prova di una associazione di elementi binucleati, mentre in realtà hanno tutt'altro valore; ma bisogna tener presente che gli elementi binucleati di *Tetractinomyxon* non sono equivalenti agli elementi binucleati degli altri Attinomissidi. In questi, ammessa l'ipotesi dell'origine degli elementi binucleati iniziali per associazione plasmogamica di due sporozoiti, lo svolgimento può, in ultima analisi, ricondursi allo stesso schema. Ammettendo invece che l'elemento binucleato iniziale abbia origine, per divisione nucleare, da un unico sporozoite, lo sviluppo del pansporoblasto dovrebbe ricondursi allo schema indicato dagli Autori del 2º gruppo. Senonchè negli Attinomissidi i due nuclei del germe binucleato sono fra loro — come abbiama visto — equivalenti, e danno ciascuno — per divisione eteropola (divisione differenziale) — una cellula germinale ed una cellula somatica. Questo corrisponde solo a quanto si osserva in *Ceratomyxa drepanopsettae* AW. In *Ceratomyxa acadiensis* MAV., in *Myxobolus schwellengrebeli* S. S. ecc. (vedi 2º gruppo) la 1ª divisione è differenziale.

Una questione fondamentale è necessario ora considerare: il pansporoblasto (stadio a 4 cellule) dei Missosporidi è equivalente al pansporoblasto degli Attinomissidi?

L'esame di tale questione ci conduce ad affrontare uno dei più complessi problemi della Protistologia, e cioè il problema della sessualità nei Missosporidi. Noi ci limiteremo a richiamare i fatti essenziali, necessari per comprendere le omologie che è possibile stabilire fra le varie fasi del ciclo nei due gruppi.

Partiamo dallo stadio a 4 cellule, del quale conosciamo l'origine.

Secondo KEYSSELITZ le due grandi cellule del pansporoblasto sono dei „gametoblasti". Questi entrano, sincronamente o pure l'uno dopo l'altro, in mitosi, e si dividono successivamente fino a dare origine a 12 cellule, 4 delle quali — che sono dei „gameti", riconoscibili per la loro posizione interna — si uniscono due a due plasmogamicamente. Si ha così uno stadio a 10 cellule, delle quali 2 (le copule) sono binucleate.

Appaiono quindi distinti due gruppi di 5 cellule ciascuno, e cioè: una cellula binucleata (germe ameboide), 2 cellule del guscio, 2 cellule polari.

Nelle spore mature ha luogo la 2ª fase della copulazione dei gameti, e cioè la fusione dei due nuclei del germe ameboide.

Il nome di „gametoblasti" dato da KEISSELITZ alle due cellule interne del pansporoblasto — come già hanno rilevato MINCHIN (p. 405) e LO GIUDICE (p. 70) — è, evidentemente, improprio: giacchè da esse derivano non solo i gameti, ma anche le cellule accessorie delle spore.

Fenomeni equivalenti a quelli sopra citati, si hanno anche — secondo SCHRÖDER — nello sviluppo di *Sphaeromyxa sabrazesi* SCHR.

Secondo LO GIUDICE (*Myxobolus ellipsoides* L. G.) per divisioni successive delle cellule interne si giunge ad uno stadio a 10 cellule, delle quali 2, più grandi, sono dei gametociti, e 8, più piccole, sono destinate a dare origine al guscio ed alle capsule polari.

In ogni gametocito il nucleo subisce una divisione ineguale, per cui in definitiva si hanno 8 piccole cellule mononucleate e 2 cellule grandi binucleate a nuclei disuguali. A questo punto si individualizzano due gruppi di cellule, da ciascuno dei quali prende origine una spora.

Le spore racchiudono dei „gameti" i quali sono incapaci di autofecondazione, e che si coniugano perciò reciprocamente con quelli di un altro germe. Più esattamente: i germi binucleati rappresentano una coppia di gameti (♂ e ♀): due germi si accoppiano, all'inizio del ciclo, in modo che il gamete ♂ dell'uno si unisce al gamete ♀ dell'altro. I germi mononucleati, quindi, si separano.

Secondo Georgevitsch (*Henneguya gigantea* Nem.) le divisioni delle due cellule grandi del pansporoblasto conducono ad uno stadio a 12 cellule. Queste si dividono in due gruppi di 6, due delle quali sono i gameti. I gameti, in ogni spora, si associano. La cariogamia ha luogo quando la spora matura inizia il suo sviluppo in un altro ospite.

Secondo Erdmann (*Chloromyxum leydigi* Ming.) la divisione delle due cellule grandi procede come negli altri casi, con la sola differenza che in questo si hanno 4 capsule polari in vece di due. La cariogamia ha luogo all' inizio del nuovo ciclo.

Le osservazioni di Keysselitz, Schröder, Georgevitsch, Erdmann sono dunque concordanti. Esse differiscono solo nel fatto che secondo gli uni la cariogamia ha luogo durante la formazione della spora, secondo gli altri all' inizio del nuovo ciclo. Secondo Lo Giudice avrebbe luogo una copulazione di anisogameti provenienti da spore diverse; ma il suo schema è, in gran parte almeno, ipotetico.

Georgevitsch (1923) ha precisato — in una recente comunicazione — il fatto della coniugazione tra i nuclei del germe ameboide di *Myxobolus*. Ognuno dei due nuclei entra in mitosi (una promitosi con 4 cromosomi). Il risultato della divisione è l' emissione di un granulo cromatico. In seguito si trovano due granuli cromatici simili, presumibilmente per il succersi di una seconda divisione. Quindi ha luogo la cariogamia. Secondo Georgevitsch si avrebbero, in definitiva, delle divisioni riduttive precedenti la cariogamia: i granuli cromatici espulsi devono considerarsi come globuli polari.

L' esistenza di una coniugazione all' inizio del ciclo è ammessa dalla massima parte degli osservatori: solo Mercier (1909) e Schuurmans-Stekhoven (1919 e 1920) la negano recisamente.

Accettando la generalizzazione proposta da Erdmann (1917) e da Stempell (1919) è evidente che l' evoluzione del pansporoblasto degli Attinomissidi non corrisponde all' evoluzione del pansporoblasto dei Missosporidi.

Negli Attinomissidi l' ipotesi di una copulazione, all' inizio del ciclo, tra sporozoiti — o elementi derivati dagli sporozoiti — è stata sostenuta, come abbiamo visto (p. 156 § A) da Léger (1904) il quale per altro ammetteva che le cellule α e β corrispondessero non già a gameti, ma a cellule madri — rispettivamente — delle cellule degli involucri sporali e delle masse germinali. Giacchè risulta dimostrata una vera coniugazione tra gameti α e β per dare origine agli sporoblasti è evidente che accettare l' ipotesi di una coniugazione all' inizio dello sviluppo significa ammettere l' esistenza

di due fenomeni sessuali intercalati nello stesso ciclo: il che è inammissibile.

D'altra parte gli sporozoiti degli Attinomissidi non sono evidentemente omologhi dei gameti che si accoppiano per costituire il germe ameboide binucleato dei Missosporidi.

Come abbiamo visto, il germe mononucleato di *Tetractinomyxon*, prima della divisione differenziale, è omologo della grossa cellula dalla quale si sviluppa il tessuto germinale di *Sphaeractinomyxon*. Questa diventa binucleata. In tale stadio corrisponde al germe binucleato dei Missosporidi. Essa si separa dalle cellule destinate a formare l'involucro sporale e si evolve dando origine al così detto „tessuto germinale". In questo si differenziano grossi nuclei (somatici) e piccoli nuclei (germinali). Ogni nucleo germinale si circonda di una certa quantità di citoplasma e costituisce uno sporozoite. Questa fase deve considerarsi omologa della fase trofica dei Missosporidi. I nuclei trofici corrispondono ai nuclei residuali (vedi ERDMANN 1917, p. 305) i quali, come questi, sono di natura somatica e non prendono parte alla formazione delle spore.[1]) Gli „sporozoiti" (questo termine è, in ogni modo, improprio) sono omologhi delle cellule propagative: sono delle cellule propagative che si sviluppano nei tessuti dell'ospite o nella cavità del corpo anzichè svilupparsi nell'interno del corpo protoplasmatico del trofozoite.

In *Tetractinomyxon* la fase trofica è soppressa: esprimo, con molte riserve, l'ipotesi che, alla parte somatica del plasmodio degli altri Attinomissidi, sia da omologarsi l'endospora.

Intese le omologie in tal senso l'involucro del pansporoblasto degli Attinomissidi corrisponde esattamente alla „Pansporocystenhülle" di *Myxobolus*, e quindi all'involucro del pansporoblasto dei Missosporidi in genere. Resta solo da discutere se in tutti gli Attinomissidi — come in *Tetractinomyxon* — il pansporoblasto abbia origine per associazione di due elementi propagatori (sporozoiti) o pure per divisione di un elemento unico.

Una differenza sostanziale esiste tra gli Attinomissidi ed i Missosporidi, accettando lo schema di ERDMANN-STEMPELL: negli uni la coniugazione precede la formazione delle spore, negli altri la segue. Le spore non sono dunque, nei due gruppi, formazioni equivalenti.

---

[1]) Per quanto riguarda la differenziazione delle cellule somatiche e delle cellule propagative nei Missosporidi vedi ERDMANN 1917, SCHUURMANS-STEKHOVEN (1920) e BREMER 1922 (p. 306).

Myxobolus	*Sphaeractinomyxon*	*Tetractinomyxon*
1⁰ ospite:	1⁰ ospite:	1⁰ ospite:
Spora matura.	Cellula germinale mononucleata.	Cellula germinale mononucleata.
Germe ameboide binucleato.	„ „ binucleata.	„ „ binucleata (divisione differenziale).
2⁰ ospite:		
Germe ameboide mononucleato.		
Trofozoite: nuclei residuali, cellule propagative; moltiplicazione delle cellule propagative.	Sviluppo del tessuto germinale: nuclei residuali, cellule propagative (sporozoiti).	
	Spora matura.	Spora matura.
	2⁰ ospite:	2⁰ ospite:
Pansporoblasto per associazione di 2 cellule propagative (divisione differenziale: cellule dell' involucro); o pure:	Pansporoblasto per associazione di 2 sporozoiti (divisione differenziale: cellule dell'involucro); o pure:	Pansporoblasto per associazione di 2 sporozoiti.
Pansporoblasto per moltiplicazione di 1 cellula propagativa:	Pansporoblasto per moltiplicazione di 1 solo sporozoite:	
Stadio a 4 cellule.	Stadio a 4 cellule.	Stadio a 4 cellule.
Moltiplicazione delle cellule interne: spore (cellule del guscio, cellule polari, gameti).	Moltiplicazione delle cellule interne: gameti — accoppiamento dei gameti, 8 sporoblasti, 8 spore (cellule del guscio, cellule polari, cellula germinale mononucleata).	Moltiplicazione delle cellule interne: gameti — accoppiamento dei gameti, sporoblasti, spore (cellule del guscio, cellule polari, cellule germinale mononucleata).
Accoppiamento dei gameti; germe ameboide binucleato.		

In oltre: nei Missosporidi una moltiplicazione endogena (per scissione, formazione di gemmule ecc.) assicura la moltiplicazione del parassita nell' interno dell' ospite; negli Attinomissidi questa fase del ciclo è soppressa. Noi abbiamo visto (p. 151 § A; tav. I, fig. 18, 18a) che gli elementi binucleati iniziali di *Sphaeractinomyxon* possono dividersi: questa divisione potzebbe essere omologata alla divisione delle cellule propagative dei Missosporidi; ma la rarità con la quale il fenomeno si presenta lascia molti dubbi sul suo valore come fase reale del ciclo.

I rapporti tra le varie fasi del ciclo degli Attinomissidi e dei Missosporidi sono espressi dallo schema a pag. 195.

Secondo Schuurmans Stekhoven (*Myxobolus schwellengrebeli* S. S., *M. destruens* S. S.) il germe ameboide binucleato si sviluppa direttamente — senza che abbia luogo una fusione dei nuclei — dando origine al plasmodio (Schuurm.-Stekh., 1920, tav. 9). Questo coincide esattamente con quanto avviene negli Attinomissidi.

Lo stesso Autore osserva, nello sviluppo del pansporoblasto, fasi a 5 nuclei, due dei quali derivano da divisione di uno dei due nuclei piccoli dello stadio a 4 cellule (fig. I_1 e K_1) e questo fatto può essere probabilmente paragonato alla divisione dei nuclei dell' involucro che ha luogo in *Triactinomyxon magnum* Gr. (p. 155, § A); ma non osserva nè divisioni di maturazione, nè fenomeni di copulazione, in nessuna fase del ciclo.

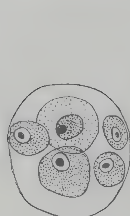

Fig. I_1.


Fig. K_1.

Fig. I_1. *Myxobolus schwellengrebeli* S. S.
Fig. K_1. *M. destruens* S. S.: pansporoblasti a 5 nuclei.
Sec. Schuurmans Stekhoven 1919, Tav. 3. fig. 130 e 1920, Tav. 10, Fig. 92.

I dati e le critiche di Schuurmans-Stekhoven sono tali da far sorgere molti dubbi sull' esattezza delle conoscenze attuali sui fenomeni di sessualità dei Missosporidi.

Una esatta corrispondenza tra lo sviluppo dei Missosporidi e quello degli Attinomissidi ha tentato di stabilire Auerbach (1917).

Questo Autore distingue (fig. 4 e 5) nei Missosporidi due tipi di sporulazione a seconda che il sincario si forma all' inizio o pure al termine della sporulazione stessa. È il 1° tipo (con sincario all' inizio della sporulazione) che viene messo in raffronto con lo sviluppo di *Tetractinomyxon*.

Il germe ameboide binucleato (*Myxidium bergense* AUERB.) si scinde in elementi mononucleati; in ciascuno di questi il nucleo si divide formando un nucleo somatico ed un nucleo germinale. Per associazione plasmogamica di tali elementi si ha il plasmodio con nuclei somatici — che non prendono parte alla sporulazione — e cellule propagative.

Dalle cellule propagative hanno origine macro- e microgameti. Questi si copulano formando un sincario. Da ogni copula si sviluppano le cellule accessorie della spora, il germe ameboide ed i „nuclei residuali“.

Una copulazione di macro- e microgameti nel senso di AUERBACH, all' inizio della sporulazione, è stata descritta — come abbiamo già notato (p. 190) — da MERCIER, PARISI, SOUTHWELL e PRASHAD. AUERBACH (1912) ha fatto un tentativo di riportare al suo schema i dati degli altri osservatori (1912: tav. 4); ma il suo schema, per quanto suggestivo, non regge alla critica, giacchè si può ritenere esaurientemente dimostrato che le figure interpretate come stadî di accoppiamento di macro- e microgameti rappresentano stadî di divisione di una cellula propagativa. Abbiamo già rilevato come le figure di PARISI (Fig. G_1) possano essere interpretate nel senso di KEYSSELITZ-SCHRÖDER. Le figure di SOUTHWELL e PRASHAD (Fig. H_1, p. 190) possono interpretarsi nel senso di SCHUURMANS-STEKHOVEN. In uno stadio seguente a quello rappresentato dalla fig. 17. SOUTHWELL e PRASHAD vedono apparire 5 nuclei (p. 34, tav. 11, fig. 18) dei quali due piccoli, che sono evidentemente quelli derivati dalla divisione del nucleo del microgamete, e tre grandi, derivati per divisione di uno dei due grossi nuclei del pansporoblasto (derivati a loro volta dalla divisione del nucleo del macrogamete). Negli stadî seguenti i nuclei grandi si moltiplicano per dare le cellule accessorie delle spore ed i germi binucleati, mentre i piccoli nuclei permangono.

Sembra, in breve, tanto dalle figure quanto dalla descrizione, che ci troviamo in presenza di un caso in cui il macro- ed il microgamete si accoppiano; quindi il microgamete diventa parte somatica e forma i nuclei residuali, mentre dal macrogamete hanno origine i gameti che, presumibilmente, devono accoppiarsi nelle spore.

ERDMANN (1917, p. 311 seg.) ed altri hanno già criticato esaurientemente i dati di MERCIER e dello stesso AUERBACH.

Anche accettando, in ogni modo, lo schema di AUERBACH, le omologie stabilite da questo Autore fra i Missosporidi e gli Attinomissidi non sono esatte.

Indubbiamente lo schema (fig. 4 p. 154) di AUERBACH (1917), che rappresenta lo sviluppo di *Myxidium*, può essere dato per rappresentare — in gran parte almeno — lo sviluppo degli Attinomissidi: bisogna però ammettere che il germe ameboide binucleato dei Missosporidi sia equivalente all' elemento binucleato iniziale degli Attinomissidi: ciò che non corrisponde al vero.

I prodotti di divisione del germe binucleato corrispondono — secondo AUERBACH — agli sporozoiti di *Tetractinomyxon* prima della divisione differenziale: e quindi ai prodotti della scissione dell'elemento binucleato iniziale degli altri Attinomissidi.

Due di tali elementi (in *Myxidium*) si associano dopo avere subito una divisione nucleare ineguale. Si forma così, nei Missosporidi, il plasmodio, con nuclei somatici e nuclei germinali corrispondente al pansporoblasto (stadio a 4 cellule) degli Attinomissidi.

I nuclei dell' involucro degli Attinomissidi corrispondono dunque ai nuclei residuali (senso ERDMANN) dei Missosporidi: l'involucro della cisti non è che un corpo protoplasmatico modificato.

Le cellule germinali (cellule propagative) sono, in ambedue i casi, dei gametociti.

AUERBACH si riferisce essenzialmente al solo gen. *Tetractinomyxon*, e non prende in esame la fase trofica. Richiama bensì (p. 152) le osservazioni di CAULLERY e MESNIL e LÉGER, e nota che, in base a queste, ancora maggiore appare la corrispondenza tra lo sviluppo degli Attinomissidi e dei Missosporidi, riferendosi specialmente all'ipotesi (LÉGER) di una coniugazione all' inizio del ciclo. Ma evidentemente considera lo sviluppo del tessuto germinale — come già MERCIER (1909, p. 43, seg.) aveva fatto — alla stregua di una moltiplicazione schizogonica del germe ameboide.

Uno svolgimento di fenomeni del tutto analogo a quello che abbiamo seguito negli Attinomissidi è stato descritto da AWERINZEW (1908) in *Ceratomyxa drepanopsettae* Aw.

Abbiamo già veduto l'origine dello stadio a 4 cellule (Fig. D_1, p. 188) in questa specie. Le due cellule grandi, di dimensioni differenti, rappresentano un macro- ed un microgametocito. I gametociti si dividono l'uno dopo l'altro, e ne risultano due macro- e due microgameti. Il nucleo di ciascun gamete emette una porzione di cromatina (riduzione). Quindi gli anisogameti si accoppiano due a due. Gli zigoti (sporoblasti) danno origine ciascuno ad una spora.

Lo sporoblasto subisce una prima divisione ineguale; ne risultano una grande ed una piccola cellula, che restano unite. La piccola cellula si divide, e si hanno 3 cellule delle quali una è di dimensioni maggiori delle altre. Questa dà origine, per divisione, alle 2 cellule del guscio; delle altre due: l'una è destinata a dare origine, per divisione successiva, alle cellule polari; l'altra rappresenta il germe, che cresce mentre il nucleo si divide — a sua volta — in due.

Le cellule dell'involucro possono separarsi temporaneamente dalle cellule polari e dal germe.

L'analogia con gli Attinomissidi è evidente. Si può ammettere — come Awerinzew ha supposto, e come Mavor ha confermato in *C. acadiensis* Mav., che l'elemento binucleato iniziale abbia origine per divisione di un unico nucleo. Si può ammettere, come Minchin (1907, p. 403) indica, che l'elemento binucleato abbia origine per associazione di due elementi mononucleati. Ambedue le ipotesi sono possibili per il caso degli Attinomissidi. Lo stadio a 4 nuclei, sia che la sua origine corrisponda a quanto risulta dalle osservazioni di Awerinzew, sia che corrisponda a quanto ha descritto Mavor, presenta una perfetta analogia col pansporoblasto degli Attinomissidi: due nuclei hanno funzione trofica, e non prendono parte alla formazione delle spore; gli altri due sono dei gametociti; si formano 4 gameti, e quindi 2 zigoti (sporoblasti), per 2 spore, come negli Attinomissidi si formano 16 gameti, e quindi 8 zigoti, per 8 spore.

Ma il caso di *Ceratomyxa* è stato ripetutamente discusso dai più diversi punti di vista; e le osservazioni di Awerinzew, per quanto riguarda i fenomeni di sessualità, non sono state confermate nè da Mavor 1917 (*C. acadiensis* Mav.) nè da Georgewitsch (*C. herouardi* Georg.). Auerbach (1912, p. 27), Erdmann (1917, p. 310), Stempell (1919, p. 137) hanno variamente interpretato i dati di Awerinzew.

Erdmann (1917, fig. P, p. 311), spostando ingegnosamente l'ordine delle figure, riconduce lo sviluppo di *Ceratomyxa* allo schema di Keysselitz: i nuclei piccoli dello stadio a 4 cellule iniziale sono nuclei residuali; le grosse cellule sono cellule propagative che subiscono una divisione eteropola (= fasi di accoppiamento dei gameti secondo Awerinzew). La stadio a 4 cellule, risultato della 1ª div. degli zigoti, corrisponde allo stadio a 4 cellule di *Chloromyxum*: con la sola differenze che le cellule più grandi, anzichè le più piccole, sono le „Hüllzellen“.

Stempell (1919, p. 141) distingue nei Missosporidi due „modi“

di sporulazione: un modo monosporo (tipo: *Lepthotheca, Ceratomyxa*), ed un modo diplosporo (tipo: *Myxobolus*).

I due „modi" si distinguono essenzialmente per il fatto che, nel 1⁰, ogni spora ha origine da una distinta „Anlage"; nel 2⁰ due spore hanno origine da un pansporoblasto. In ogni caso il punto di partenza è un gruppo tricellulare („Dreiergruppe" degli Autori). In *Myxobolus* due cellule derivate dai gruppi tricellulari formano lo stadio a 4 cellule, dando origine — per divisione eteropola — alle cellule dell' involucro. Le cellule interne del pansporoblasto producono le cellule del guscio, le cellule polari ed il germe ameboide binucleato, i cui nuclei, quindi, si copulano.

In *Leptotheca* i gruppi tricellulari derivano (per gemmazione nucleare) da un nucleo generativo, e si formano così le cellule del guscio. Per una ulteriore divisione hanno origine le cellule polari. Il nucleo quindi si divide ancora e si forma il germe ameboide binucleato nel quale ha luogo poi una cariogamia.

Fenomeni equivalente possono riscontrarsi — secondo STEMPELL — analizzando le figure di AWERINZEW. I due nuclei piccoli dello stadio iniziale a 4 nuclei di *Ceratomyxa* corrispondono all' unico nucleo vegetativo di *Leptotheca* (cfr. schema di STEMPELL, p. 146) e la sola „wohl irrelevant" (p. 138) differenza sta nel fatto che si hanno, in *Ceratomyxa*, due nuclei vegetativi anzichè uno solo.

STEMPELL non tiene conto dei dati di DAVIS (1916) sullo sviluppo di *Sphaerospora dimorpha* DAV.

Il trofozoite di *Sphaerospora* è, all' inizio dello sviluppo, mononucleato. Per divisioni successive si ha uno stadio a 3 nuclei, uno dei quali — più grande degli altri due — è un nucleo vegetativo, e non prende parte alla sporulazione. I due nuclei più piccoli si dividono e si hanno così 4 nuclei generativi, circondati da uno strato differenziato di citoplasma, ed un nucleo vegetativo, immerso nel citoplasma del trofozoite.

I nuclei generativi si aggruppano formando 2 coppie, da ciascuna delle quali ha origine una spora.

Uno dei nuclei di ogni coppia si divide mitoticamente, e si hanno così due gruppi tricellulari, composti: di una grossa cellula destinata a produrre — per divisione amitotica — le due cellule del guscio, e di due piccole cellule, ciascuna delle quali dà — per divisione ineguale — una cellula polare ed un germe. I due germi si fondono per costituire il germe binucleato.

Come si vede la 1ª div. della cellula propagativa separa la cel-

lula madre delle cellule del guscio; la 2ª le cellule polari: il che corrisponde a quanto avviene in *Leptotheca*.

Le spore mature sono contenute nel citoplasma del trofozoite (Fig. L_1).

La massa protoplasmatica mononucleata (che, eccezionalmente, può divenire binucleata per divisione amitotica del nucleo) corrisponde alla massa protoplasmatica mononucleata di *Leptotheca*, e — verosimilmente — alla massa protoplasmatica binucleata di *Ceratomyxa*; ed assume qui un' apparenza simile, e compie forse una funzione analoga, a quella dell' involucro bicellulare degli Attinomissidi; ma le due formazioni **non** sono omologhe.





Fig. L_1.

Fig. L_1. *Sphaerospora dimorpha* Davis.
a Trofozoite nel quale le cellule si sono orientate per costituire le spore. × 2000.
b Trofozoite contenente 2 spore mature (dal vivente). × 640.
Sec. Davis 1916, tav. 3 fig. 41 e 44.

Nella forma polispora di *Sph. dimorpha* le cellule propagative si moltiplicano, come in *Myxobolus*, per mitosi. Quindi una singola cellula propagativa dà origine, per divisioni successive, a 12 cellule, che si dividono in 2 gruppi di 6: ciascuno dei quali forma una spora. In nessuno stadio si trova traccia dei nuclei dell' involucro. Non si forma dunque, in questo caso, un pansporoblasto come in *Myxobolus* e come negli Attinomissidi.

Aggiunta.

La correzione delle bozze di stampa di questa memoria era già stata iniziata (ottobre 1924) quando sono venuto a conoscenza di un nuovo importante lavoro sugli Attinomissidi pubblicato nel Luglio 1924. Doris L. Mackinnon e D. Ines Adam [1]) hanno studiato lo sviluppo di tre specie di *Triactinomyxon* (*T. legeri* n. sp., *T. mrazeki* n. sp., *T. ignotum* Stolc), parassite di *Tubifex tubifex* (Müll.).

I dati forniti da questi Autori, ai quali erano note solo in parte (1922 a, b) le mie comunicazioni preliminari, vengono a confermare ed a completare alcuni risultati delle mie ricerche, ed io rammarico che essi non abbiano potuto essere riferiti nella trattazione com-

[1]) Vedi Bibliografia.

plessiva da me fatta. Debbo necessariamente limitarmi a riferirne brevemente a parte.

Le nuove specie sono caratterizzate dal fatto che la massa germinale si risolve nell'una (*T. legeri*) in 24 sporozoiti, nell'altra (*T. mrazeki*) in un numero di sporozoiti variabile da 50 a 100.

Per quanto riguarda lo sviluppo le osservazioni più importanti si riferiscono alle prime fasi.

All'inizio della formazione del pansporoblasto ha luogo una associazione di due sporozoiti. Questa associazione può compiersi nell'interno delle spore (*T. legeri*) o dopo la fuoriuscita delle masse germinali dalle spore (*T. ignotum*, *T. mrazeki*). In *T. legeri* ed in *T. mrazeki* si ha una fusione plasmogamica; in *T. ignotum* può non aver luogo la plasmogamia.

Nel Cap. I § A ho trattato dell'origine degli elementi binucleati nelle forme da me studiate insistendo sulla possibilità che essi rappresentino il risultato di una associazione plasmogamica di sporozoiti; e nello stesso senso mi sono espresso in una mia nota precedente (1923 p. 168). I nuovi dati su *Triactinomyxon* vengono dunque assai opportunamente a convalidare la mia ipotesi.

In *T. legeri* lo sviluppo degli elementi binucleati procede in modo del tutto caratteristico. Gli elementi crescono, come è fatto costante in tutte le specie; i loro nuclei, che possono essere addossati l'uno all'altro, ma non si fondono mai assieme, all'inizio hanno le stesse dimensioni e lo stesso aspetto; in seguito, mentre ambedue si rigonfiano e diventano meno cromatici, l'uno cresce più dell'altro, talchè ne risulta, sceondo l'espressione degli Autori, una „amebula eteronucleata". Questo prelude alla divisione nucleare. Si divide anzitutto il nucleo maggiore, e segue subito la divisione del nucleo minore, per cui si giunge ad uno stadio a 4 nuclei: due di questi, con una porzione periferica di citoplasma, formano un involucro attorno al resto della massa. Durante questo processo l'organismo cresce. Quindi la massa interna si divide in due cellule; e viene così raggiunto uno stadio corrispondente a quello rappresentato dalle mie fig. 16, 23, 27 della tav. 6.

Ora, per quanto riguarda la formazione del pansporoblasto di *T. magnum* GR., io ho osservato (p. 154) come, verosimilmente, la divisione nucleare, negli elementi binucleati (divisione differenziale), possa precedere la scissione in due cellule mononucleate, ciò che non modifica il fatto essenziale e cioè che (v. p. 158) da ciascuno dei nuclei dell'elemento binucleato derivano una cellula parietale ed una cellula interna (cfr. MACKINNON e ADAM, p. 204—206).

Fatti esattamente paragonabili a quelli descritti in *T. legeri* ho rilevato anche in *Sphaeractinomyxon*. La fig. 11a (Pl. 6) di Mackinnon e Adam corrisponde alla mia fig. 17 (tav. 6), da me interpretata (p. 152) come risultato della fusione anormale di due elementi binucleati in una fase diversa di accrescimento o pure come risultato di una divisione nucleare di un elemento binucleato, non seguita da divisione del citoplasma.

Un altro modo di divisione degli elementi binucleati, ancora in *Sphaeractinomyxon*, è quello rappresentato dalle mie fig. 18 e 18a (tav. 6). Ma la forma normale di evoluzione è quella da me descritta in *Sphaeractinomyxon* e *Neoactinomyxum*; la stessa che Mackinnon e Adam descrivono in *Triactinomyxon ignotum* St.

Senonchè gli Autori pensano che, in questa specie, i fatti possano svolgersi in due modi diversi: o gli sporozoiti si uniscono plasmogamicamente per dare origine ai corpi binucleati, che subiscono quindi le due divisioni successive, o pure gli sporozoiti stessi, dopo un periodo di accrescimento, si accoppiano senza fondersi e quindi subiscono la sola divisione differenziale.

Quest' ultimo modo — come il Dr. Mackinnon, in una sua comunicazione personale, mi fa osservare — corrisponderebbe più da vicino a quanto avviene in *Tetractinomyxon* (cfr. p. 146) dove i due sporozoiti si accoppiano senza fondersi.

Gli Autori non hanno veduto la scissione degli elementi binucleati giunti al termine dell' accrescimento, quali essi li rappresentano nella fig. 31d (Pl. 7); la loro fig. 33a, b (corrispondente alla mia fig. 9, tav. 6) rappresenta due elementi binucleati accoppiati che possono essere in realtà interpretati sia come il risultato di una scissione, sia come il risultato di un accoppiamento. Ma gli elementi mononucleati liberi (fig. 32) che gli Autori osservano e considerano come sporozoiti in accrescimento non sono piuttosto da interpretarsi nel senso indicato per le mie fig. 13 e 14? Non rappresentano cioè piuttosto cellule risultanti dalla scissione di elementi binucleati? Lo ritengo probabile.

Per quanto riguarda la gametogenesi un fatto degno di nota, che non trova riscontro in alcuna altra forma, è quello rilevato in *T. legeri*: le divisioni nucleari di α procedono non seguite immediatamente da divisione del citoplasma, così che è costante la presenza di cellule a due nuclei.

Gli Autori constatano la presenza di uno stadio a 10 cellule interne, più frequente di ogni altro — il che lascia supporre la sua lunga durata — ma non rilevano l' esistenza di una fase di accresci-

mento: io stesso non ho potuto rilevare la presenza di questa fase in *T. magnum.*

Riguardo alla riduzione cromatica vedono solo apparire i così detti „corpi di riduzione", ma non ne descrivono l'origine. Tali corpi mostrano in *T. legeri* (come in *Tetractinomyxon*) una tendenza ad accoppiarsi (cfr. p. 165); in *T. ignotum* appaiono invece in numero superiore a 16, il che fa supporre che essi possano dividersi.

Particolare interesse presenta il fatto che, in tutte e tre le specie studiate, gli Autori constatano la mancanza, nella sporogenesi, di quella che ho definito come „fase trofica", caratterizzata dallo sviluppo indipendente dell'involucro sporale e della massa germinale. Il nucleo dello zigote si divide fino a darne 7: tre di questi si portano ad un estremo e diventano i nuclei delle cellule polari; tre, al polo opposto, diventano le cellule dell'involucro. Il nucleo rimanente (nucleo germinale) si divide fino a darne tanti quanti corrispondono al numero di sporozoiti caratteristico della specie, più 2 o 3 „nuclei residuali". L'involucro sporale e la massa germinale si sviluppano dunque in connessione l'uno con l'altra, come già io ho rilevato in *T. magnum.*

In *T. ignotum* io ho osservato fatti che mi hanno indotto a ritenere che in questa specie i fenomeni si svolgano come in *Sphaeractinomyxon*, e cioè che le masse germinali si evolvano, indipendentemente dagli involucri, a contatto della parete cistica.

Ora MACKINNON e ADAM dicono che, avendo sott'occhio materiale alterato, si può essere, a tal riguardo, tratti in inganno. Questo punto meriterebbe tuttavia di essere chiarito: le mie osservazioni sono state fatte su un ospite diverso (*Limnodrilus*), e sarebbe interessante dimostrare che è possibile avere nella stessa specie, in due diversi ospiti, differente comportamento.

IV. Sistematica.

Actinomyxidia STOLC 1889.

Syn.: *Actinosporidia* SCHUURM. STEKH. 1919, p. 63.

Organismi composti, allo stato adulto, di un involucro generale bicellulare (con 2 o 4 nuclei) contenente 8 spore a simmetria ternaria, con parete pluricellulare, unica o doppia, tre capsule polari con fila-

mento devaginabile, ed una massa germinale binucleata o multinucleata nella quale si differenzia un certo numero (da 1 a n) di cellule propagative (sporozoiti).

Sono noti fin' ora 6 generi con 12 specie. Di queste 2 sono parassiti celomici di un Sipunculide; le rimanenti sono parassite di tubificidi, marini o di acqua dolce, e localizzate nell' epitelio intestinale o nella cavità del corpo.

La localizzazione è, in generale, ben definita e costante: fà eccezione *Triactinomyxon magnum* Gr., parassita celomico, che può eccezionalmente invadere l' epitelio intestinale.

Non esiste, verosimilmente, una assoluta specificità parassitaria. Caullery e Mesnil hanno trovato *Sphaeractinomyxon stolci* in due ospiti diversi. *Triactinomyxon ignotum* St. è stato trovato in tre ospiti diversi.

Fam. ***Haploactinomyxidae*** n. fam.

Simplicia Ikeda 1912.

Involucro sporale con parete doppia (epispora tricellulare ed endospora monocellulare); una sola cellula propagativa binucleata.

I genere.

Gen. ***Tetractinomyxon*** Ikeda 1912.

Caratteri della fam. — Spore tetraedriche.

2 specie.

1. *Tetractinomyxon intermedium* Ikeda 1912.

Epispora ed endospora di ugual forma con nuclei bene evidenti, contenute l' una dentro l' altra formando un angolo di 120° (Fig. K, p. 169).

Cavità del corpo di *Petalostoma minutum* Kef. — Plymouth.

2. *Tetractinomyxon irregulare* Ikeda 1912.

Epispora tetraedrica, endospora sferica, con nuclei che scompaiono durante lo sviluppo.

Ospite e località come per la sp. precedente.

Fam. ***Euactinomyxidae*** n. fam.

Multiplicia Ikeda 1912.

Involucro sporale con parete semplice costituita di 3 cellule saldate assieme, ridotte a formare una semplice membrana o pure

rigonfiate, dando origine o pure no ad appendici caratteristiche. Massa germinale multinucleata risolventesi in cellule propagative mononucleate.

5 generi.

Tabella per la determinazione dei generi.

I. Cellule del guscio ridotte a costituire una semplice membrana, senza prolungamenti	1. Gen. *Sphaeractinomyxon* C. e M.
II. Cellule del guscio con prolungamenti	
A. con 3 prolungamenti aliformi	
a) spore a forma di ancora a 3 braccia	2. „ *Triactinomyxon* St.
b) spore a forma di ancora a 6 braccia	3. „ *Hexactinomyxon* St.
B. con 2 prolungamenti aliformi ed 1 corto, conico	4. „ *Synactinomyxon* St.
III. Cellule del guscio globulari, costituenti 3 spicchi sferici	5. „ *Neoactinomyxum* Gr.

1. Gen. ***Sphaeractinomyxon*** CAULLERY e MESNIL 1904.

Involucro sporale semplice, senza prolungamenti. Massa germinale con numerosi nuclei, divisa — a maturità — in altrettante cellule propagative mononucleate.

2 specie.

1. *Sphaeractinomyxon stolci* C. e M. 1904.

Spore sferiche (17, 20, 23 μ di diam.).

Cavità del corpo di oligocheti marini: *Clitellio arenarius* O. F. MÜLL., *Hemitubifex benedii* D'UDEK. Anse S. MARTIN, Manica.

2. *Sphaeractinomyxon gigas* GRANATA 1923.

Spore a forma di bipiramide trigonale (asse maggiore = 32—45 μ).

Cavità del corpo di *Limnodrilus hoffmeisteri* CLPDE. Fiume Mugnone, Firenze.

2. Gen. ***Triactinomyxon*** STOLC 1899.

Spore a forma di àncora a 3 braccia; massa germinale risolventesi in un mamero di cellule propagative variabile da 8 a 100.

5 specie.

1. *Triactinomyxon ignotum* STOLC 1899.

Caratteri del genere 8 cellule propagative (LÉGER).

Epitelio intestinale di tubificidi indeterminati (STOLC, Isola di Stvanice, Boemia; GRANATA, Fiume Greve, Firenze) e di *Tubifex tubifex* MÜLL. (LÉGER, Grenoble; MACKINNON i AFAM, Londra).

2. *Triactinomyxon magnum* Granata 1923.

Caratteri del gen. 16 cellule propagative.
Epitelio intestinale di *Limnodrilus udekemianus* Clpde. Fiume Greve, Firenze.

3. *Triactinomyxon legeri* Mackinnon e Adam 1924.

Caratteri del genere. 24 cellule propagative.
Epitelio intestionale di *Tubifex tubifex* Müll, Londra.

4. *Triactinomyxon dubium* n. sp.

Triactinomyxon sp. Léger 1904.
Caratteri del genere. 32 cellule propagative.
Epitelio intestinale di *Tubifex tubifex* Müll. Grenoble.

5. *Triactinomyxon mrazeki* Mack. e Ad. 1924.

Caratteri del genere. Da 50 a 100 cellule propagative.
Epitelio intestinale di *Tubifex tubifex* Müll. Londra.

3. Gen. ***Hexactinomyxon*** Stolc 1899.

Spore a forma di àncora a 6 braccia; massa germinale con nuclei grandi e numerosi. Sviluppo ignoto.
1 specie.

Hexactinomyxon psammoryctis Stolc 1899.

Caratteri del genere.
Epitelio intestinale di *Psammoryctes barbatus* Grube.
Isola di Stvanice, Boemia.

4. Gen. ***Synactinomyxon*** Stolc 1899.

Spore con due prolungamenti aliformi ed uno corto, conico, riunite assieme nella cistì; massa germinale con nuclei piccoli e numerosi. Sviluppo ignoto.
1 specie.

Synactinomyxon tubificis Stolc 1899.

Caratteri del genere.
Epitelio intestinale di *Tubifex tubifex* Müll. Isola di Stvanice, Boemia.

5. Gen. ***Neoactinomyxum*** Granata 1922.

Cellule del guscio rigonfiate a formare 3 spicchi sferici incavati internamente per contenere la massa germinale, divisa in cellule propagative sferiche mononucleate.

1 specie.

Neoactinomyxum globosum Gr. 1922.

Caratteri del genere. 16 cellule propagative.

Epitelio intestinale di *Limnodrilus udekemianus* Clpde. Fiume Greve, Firenze.

Bibliografia.

Auerbach, M. (1910): Die Cnidosporidien. W. Klinkhardt ed. Lipsia.
— (1912): Studien über die Myxosporidien der norwegischen Seefische und ihre Verbreitung. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 34 H. 1.
— (1917): Bemerkungen über Myxosporidien. Zool. Anz. Bd. 49 Nr. 6 [p. 150].[1]
Awerinzew, S. (1908): Studien über parasitische Protozoen. I. Die Sporenbildung bei Ceratomyxa drepanopsettae Aw. Arch. f. Protistenk. Bd. 14 [p. 92].
— (1910): Über die Stellung im System und die Klassifizierung der Protozoa. Biol. Zentralbl. Bd. 30.
Bremer, H. (1922): Studien über Kernbau und Kernteilung von Myxidium Lieberkühni Bütsch., zugleich ein Referat über den Stand der Kernprobleme bei den Myxosporidien. Arch. f. Protistenk. Bd. 45 H. 3.
Caullery, M. e Mesnil, F. (1904): Sur un type nouveau (Sphaeractinomyxon stolci n. g., n. sp.) d'Actinomyxidies et son développement. C. R. Soc. Biol. Paris T. 56 p. 408—410.
— — (1904 a): Sur les affinités des Actinomyxidies. Ibid. p. 410—12.
— — (1905): Recherches sur les Actinomyxidies. I. Sphaeractinomyxon stolci C. e M. Arch. f. Protistenk. Bd. 6.
Davis, H. S. (1916): The structure and development of a Myxosporidian parasite of the Squeteague, Cynoscion regalis. Journ. of Morph. Vol. 27 No. 2.
— (1923): Studies on sporulation and development of the cysts in a new species of Myxosporidia, Lentospora ovalis. Ibid. vol. 37.
Debaisieux, P. (1922): Auto-infection par les Myxobolus. C. R. Soc. Biol. T. 86 p. 279.
Doflein, F. (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena (G. Fischer). [p. 1055.]
Emery, C. (1909): I missosporidi sono Protozoi? Mon. Zool. Ital. Anno 20 No. 8.
Erdmann, Rh. (1917): Chloromyxum leidigi und seine Beziehung zu anderen Myxosporidien. Arch. f. Protistenk. Bd. 37 H. 3 [p. 305].
Georgevitch, I. (1914): Étude du cycle évolutif chez les Myxosporidies. Arch. Zool. expér. T. 54 Fasc. 11.

---

[1]) Tra parentesi quadra sono indicate le pagine nelle quali si trovano riferimenti agli Attinomissidi.

GEORGEVITCH, I. (1917): Recherches sur le développement de Ceratomyxa herouardi GEORG. Ibid. T. 56 Fasc. 8.
— (1923): Sur les phénomènes de sexualité chez Myxobolus pfeifferi. C. R. Soc. Biol. T. 89 No. 20 p. 115.
GRANATA, L. (1922): Ricerche sugli Attinomissidi. I. Triactinomyxon magnum n. sp. Mon. Zool. Ital. Anno 33 No. 11.
— (1922 a): II. Neoactinomyxum globosum n. g., n. sp. Ibid. Anno 33 No. 12.
— (1923): III. Sphaeractinomyxon gigas n. sp. Ibid. Anno 34 No. 4.
— (1923 a): IV. Osservazioni sullo sviluppo di Sphaeractinomyxon gigas GR. Ibid. Anno 34 No. 9.
HARTMANN, M. (1906): Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden Mém. de l'Acad. R. de Belgique (2) T. 1. Coll. in 4° [p. 110].
— (1909): Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenk. Bd. 14 [p. 286].
IKEDA, I. (1912): Studies on some Sporozoan parasites of Sipunculoids. I. The life-history of a new Actinomyxidian, Tetractinomyxon intermedium g. e sp. nov. Ibid. Bd. 25.
KEYSSELITZ, G. (1908): Die Entwicklung von Myxobolus pfeifferi. Ibid. Bd. 11.
KUDO, R. (1923): Development of a Myxosporidian, Myxosoma catastomi n. sp. Anat. Rec. V. 24.
LÉGER, L. (1904); C. R. Congrès de l'Ass. Franç. pour l'Avancem. des Sciences, Angers, Août 1903, p. 228—229.
— (1904 a): Sur la sporulation du Triactinomyxon.
— (1904 b): Considérations sur le genre Triactinomyxon et les Actinomyxidies. C. R. Soc. Biol. T. 56 p. 844 seg.
LO GIUDICE, P. (1912): Studî sui Cnidosporidi. Pavia. Mattei Speroni ed.
MACKINNON, D. L. e ADAM, D. I. (1924): Notes on Sporozoa parasitic in Tubifex. I. The Life-history of *Triactinomyxon* STOLC. Quart. Journ. of Micr. Sci. Vol. 68 Part. II.
MAVOR, J. W. (1916): On the life history of Ceratomyxa acadiensis, a new species of Myxosporidia from the Eastern coast of Canada. Proceed. Americ. Acad. of Arts and Sci. Vol. 51 No. 11.
MERCIER, L. (1909): Contribution à l'étude de la Sexualité chez les Myxosporidies et chez les Microsporidies. Mém. de l'Acad. R. de Belgique (2) T. 2 Fasc. 6. Coll. in 8° [p. 43].
MINCHIN, E. A. (1917): An introduction to the study of the Protozoa, with special reference to the parasitic forms. II. Impress. London, Arnold ed.
MRÁZEK, A. (1900): Analisi del lavoro di STOLC (1899). Zool. Zentralbl. Bd. 7 p. 594.
PARISI, B. (1912): Primo contributo alla distribuzione geografica dei Missosporidi in Italia. Atti Soc. Ital. Sc. Nat. Vol. 50.
— (1913): Sulla Sphaerospora caudata PAR. Ibid. Vol. 51.
SCHRÖDER, O. (1907): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien Sphaeromyxa Sabrazesi (LAV. et MESN.). Arch. f. Protistenk. Bd. 9.
— (1910): Über die Anlage der Sporocyste (Pansporoblast) bei Sphaeromyxa Sabrazesi LAV. et MESN. Ibid. Bd. 19.
SCHUURMANS-STEKHOVEN, T. H. (1919): Die Sexualität der Myxosporidia. Ibid. Bd. 40 H. 1 [p. 63].
— (1920): Myxosporidienstudien. II. Die multiplikative und propagative Entwicklung der Myxosporidien. Ibid. Bd. 41 H. 3.

SCHUURMANS-STEKHOVEN, T. H. (1920a): Über einige Myxosporidien des Stichlings. Ibid. Bd. 41 H. 3 p. 321 [p. 328].

SOUTHWELL. T. e PRASHAD, B. (1918): Parasites of Indian Fishes. Rec. Ind. Mus. Vol. 15 Part 5.

STEMPELL, W. (1919): Untersuchungen über Leptotheca coris n. sp. und das in dieser schmarotzende Nosema marionis THÉL. Arch. f. Protistenk. Bd. 40 H. 2.

STOLC, A. (1899): Actinomyxidies, nouveau groupe de Mésozoaires, parent aux Myxosporidies. Bull. intern. de l'Acad. des Sci. de Bohème pour 1898.

Spiegazione delle Tavole 6—10.

Tutte le figure sono state disegnate con l'Apocrom. Kor. Imm. omog. 2 mm, ap. num. 1,3, oc. comp. 10; tubo evaginato 160 mm; proiezione sul tavolo da lavoro con la camera lucida ABBE; Ingr. 2600 diam. circa.

Fissazione con liquido di SCHAUDINN (S), di BOUIN (B) o di MANN (M). Colorazione con Ematossilina ferrica.

Tav. 6.

Fig. 1—18. *Sphaeractinomyxon gigas* GR., prime fasi di svilupo.

Fig. 1. Gruppo di parassiti in un cloragocito (B).

Fig. 2. Elementi binucleati in accrescimento (S).

Fig. 7 e 8. Fasi successive della Ia divisione degli elementi binucleati (S).

Fig. 9. Cellule mononucleate derivate dalla Ia div. di un elemento binucleato (S).

Fig. 10. Cellule mononucleate addossate l'una all'altra (S).

Fig. 11 e 12. Metafase della 2a div. degli elementi binucleati (S).

Fig. 13. Una delle cellule dello stadio rappresentato dalla fig. 10, vista di lato, in profase (S).

Fig. 14. La stessa, in metafase (S).

Fig. 15. Gruppo di 4 cellule risultanti dalle 2 divisioni successive di un elemento binucleato (S).

Fig. 16. Pansporoblasto (B).

Fig. 17. Elemento anormale a 4 nuclei (S).

Fig. 18. Doppia divisione cariocinetica in un elemento binucleato (S).

Fig. 18a. Stadio ulteriore della divisione di un elemento binucleato (S).

Fig. 19—23. *Triactinomyxon magnum* GR., prime fasi di sviluppo.

Fig. 19. Gruppo di elementi binucleati avvolti da linfociti (B).

Fig. 20. Un elemento binucleato avvolto da linfociti (M).

Fig. 21. Due sporozoiti (?) nell' epitelio intestinale (B).

Fig. 22. Un elemento binucleato isolato (B).

Fig. 23. Pansporoblasto (M).

Fig. 24—27. *Neoactinomyxum globosum* GR. prime fasi di sviluppo.

Fig. 24. Elementi binucleati allineati alla base dell' epitelio (B).

Fig. 25. Elemento binucleato al termine dell' accrescimento (B).

Fig. 26. Cellule risultanti dalla 1a div. dell' elemento binucleato (B).

Fig. 27. Pansporoblasto (S).

Tav. 7.

Sphaeractinomyxon gigas Gr., Gametogenesi.

Fig. 28. Stadio a 2 cellule interne; 1ª divisione (di α), in teleofase iniziale (S). La cellula β è in profase.

Fig. 29. Teleofase avanzata della 1ª divisione di α; ricostituzione di α_1 e α_2 (S).

Fig. 30. Stadio a 3 cellule interne (S).

Fig. 31. 2ª divisione (di β) (S).

Fig. 32. Stadio a 4 cellule interne (S).

Fig. 33. 3ª divisione (S).

Fig. 34. Stadio a 10 cellule interne; differenziazione della idiocromatina e della trofocromatina (?) (S).

Fig. 35 e 36. Cellule α e β al termine del periodo di accrescimento (B).

Fig. 37—39. Fasi successive della divisione di maturazione di α (B).

Fig. 40. 5ª divisione (una sola cellula β è rappresentata) (B).

Fig. 41 e 42. Fasi successive della divisione delle cellule β (B).

Tav. 8.

Sphaeractinomyxon gigas Gr.

Gametogenesi, copulazione dei gameti, sviluppo dello sporoblasto.

Fig. 43. Profase della divisione di maturazione di β (B).

Fig. 44. Gameti α e β, maturi (B).

Fig. 45. Copule (B).

Fig. 46 e 47. 1ª divisione dello sporoblasto in anafase ed in teleofase (B).

Fig. 48. Ricostituzione della 1ª cellula piccola (B).

Fig. 49. Stadio successivo a quello della Fig. precedente: la cellula piccola si appiattisce sulla grande (B).

Fig. 50. 2ª divisione in anafase (B).

Fig. 51. 2ª divisione in teleofase (B).

Fig. 52. 3ª divisione in profase (B).

Fig. 53. Stadi successivi dello svolgimento della 3ª divisione (B).

Fig. 54. Cisti con sporoblasti in varî stadi di sviluppo. Stadî a 4 cellule (B).

Tav. 9.

Fig. 55—65. *Sphaeractinomyxon gigas* Gr., continuaz.

Fig. 55 e 56. 4ª divisione in profase e in teleofase (B).

Fig. 57. Stadio a 5 cellule (B).

Fig. 58. Le 4 piccole cellule dello stadio precedente, viste dall' alto (B).

Fig. 59. 5ª e 6ª divisione (B).

Fig. 60. Due gruppi di piccole cellule (B).

Fig. 61. Sporoblasto al termine della 7ª div.: la cellula germinale è binucleata (B).

Fig. 62—64. Massa germinale (B).

Fig. 65. Inizio della differenziazione dell' involucro sporale (B).

Fig. 66—69. *Triactinomyxon magnum* Gr.

Fig. 66. Stadio a 10 cellule interne, 5ª div. (S).

Fig. 67. Copulazione dei gameti (S).

Fig. 68. Prime fasi di sviluppo degli sporoblasti (S).
Fig. 69. Stadio a 4 cellule (S).

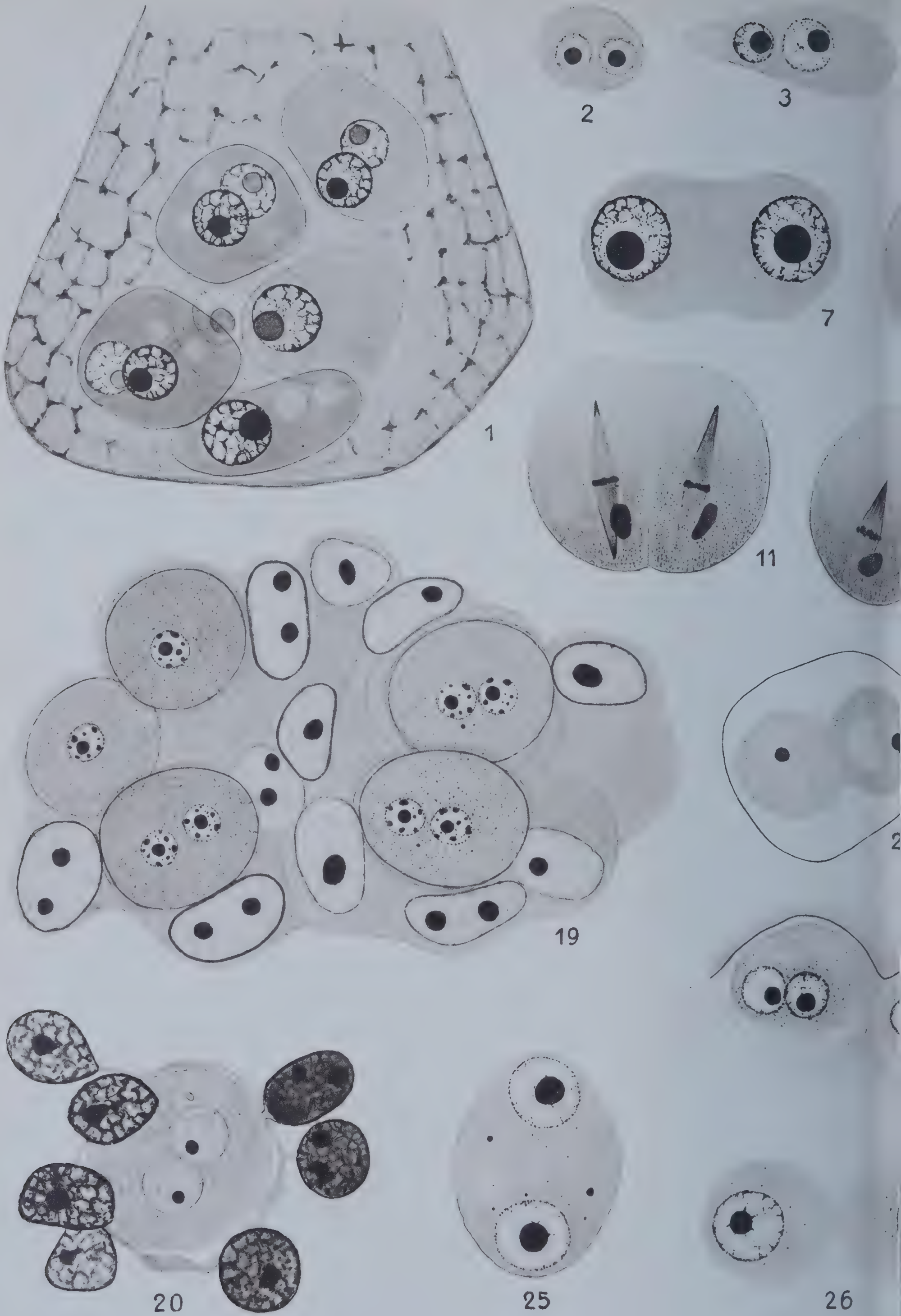
Fig. 70—75. *Neoactinomyxum globosum* GR.

Fig. 70. Stadio a 4 cellule interne (B).
Fig. 71. Stadio a 6 cellule interne (B).
Fig. 72 e 73. Stadio a 10 cellule interne (B).
Fig. 74 e 75. Stadi successivi dell' accoppiamento dei gameti (B).

Tav. 10.

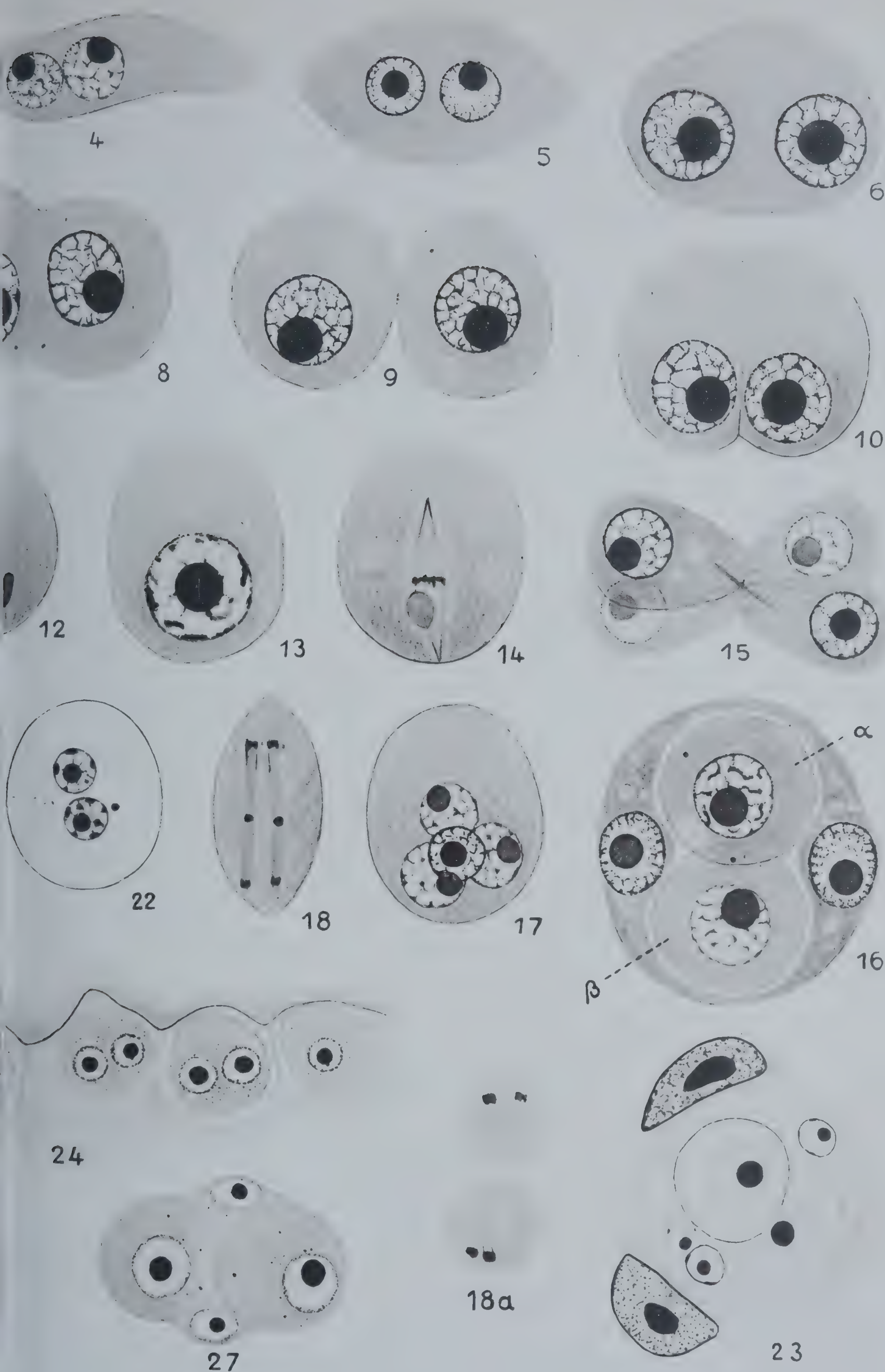
Neoactinomyxum globosum GR.

Fig. 76. Cisti con gameti in varie fasi di accoppiamento (B).
Fig. 77. Metafase della 2ª divisione (B).
Fig. 78 e 79. Stadio a 4 cellule (B).
Fig. 80. Stadio a 6 cellule (B).
Fig. 81. Inizio dello sviluppo dell' involucro (B).
Fig. 82. Prime fasi di sviluppo della massa germinale (B).
Fig. 83. Una spora matura (S).
Fig. 84. Cisti matura (dal vivente).



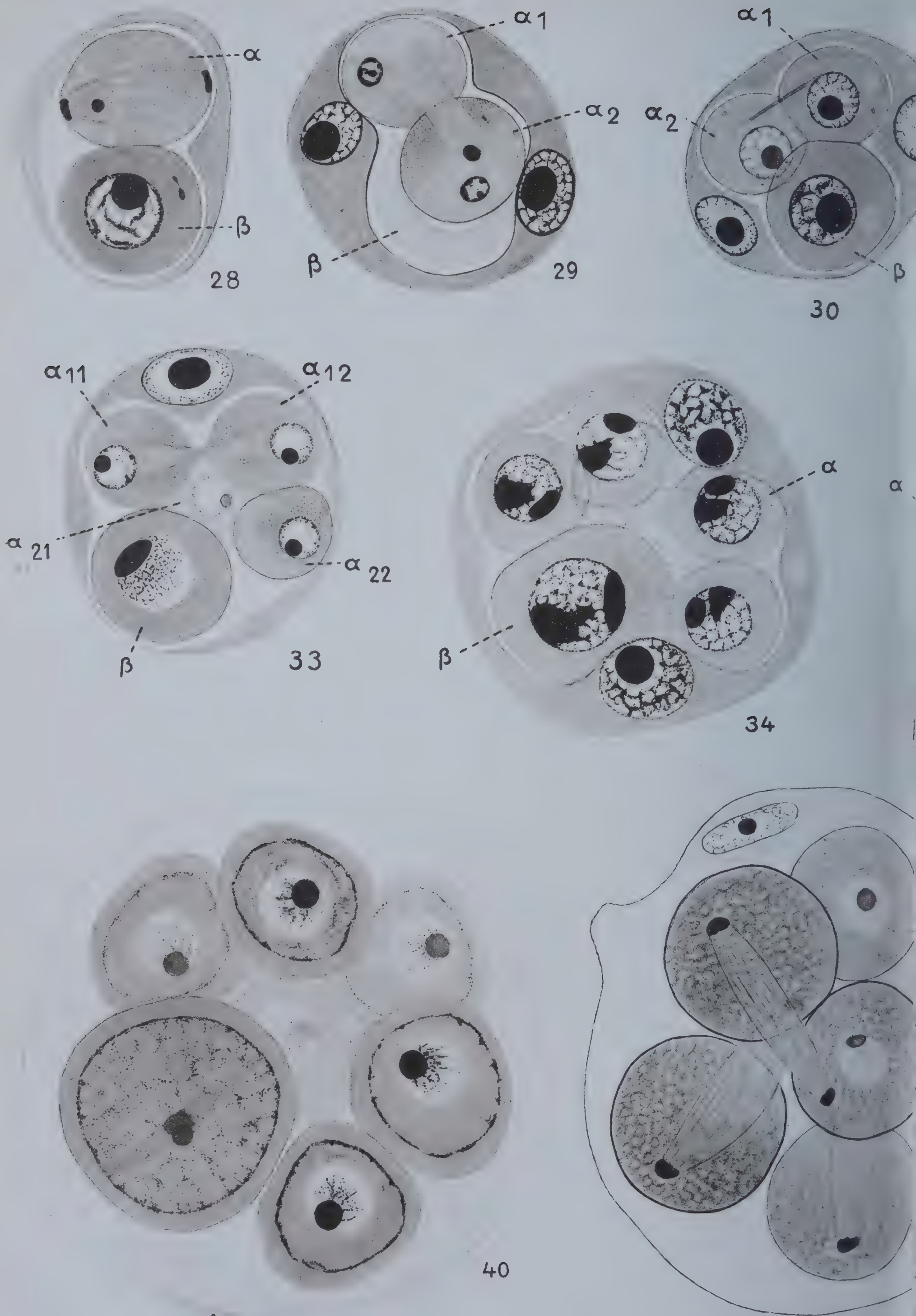
L. Granata gez.

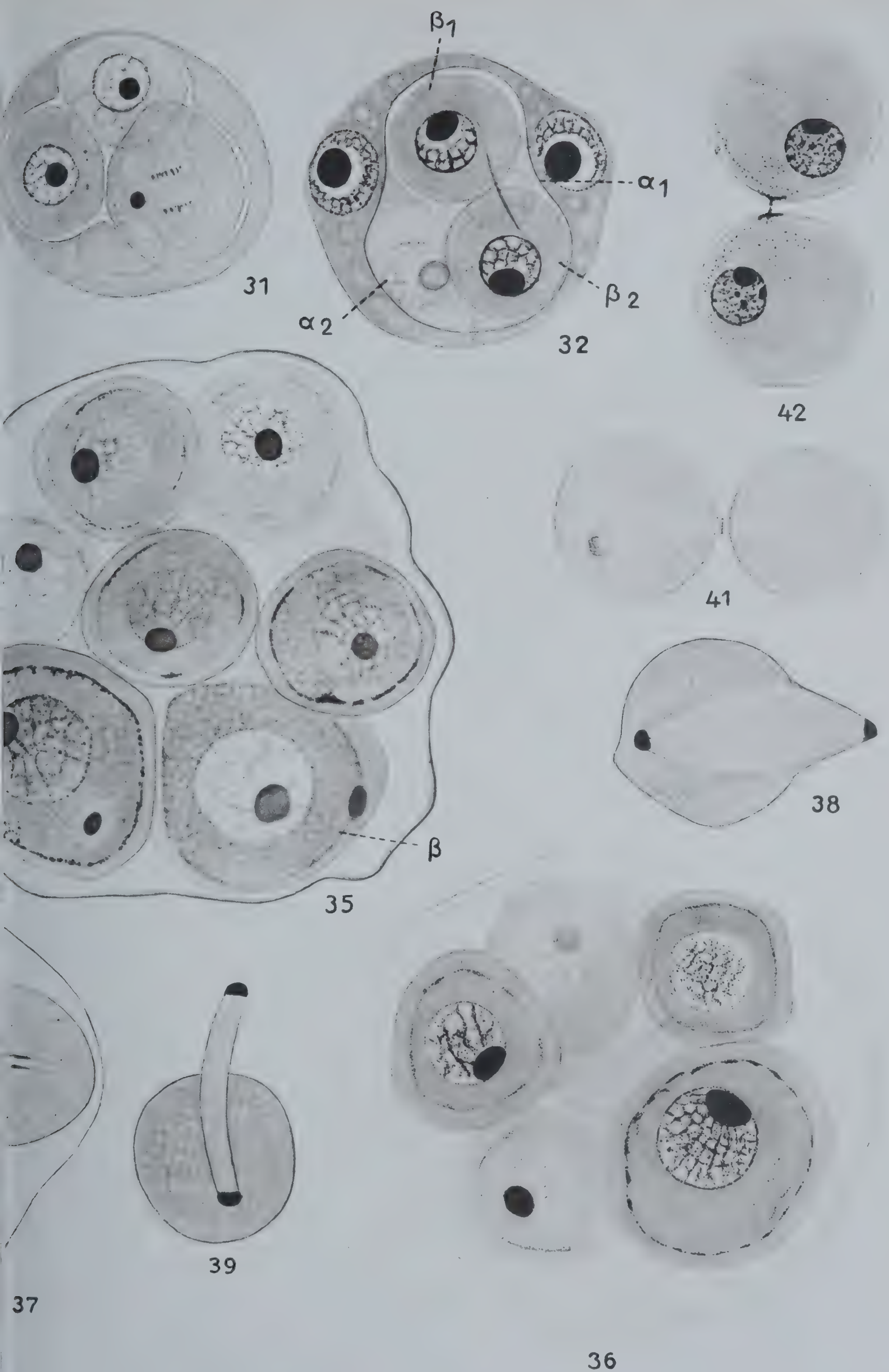
Verlag von Gus



[...]her in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.


α
β
28
α1
α2
β
29
α1
α2
β
30
α11
α12
α 21
α 22
β
33
α
β
34
α
40



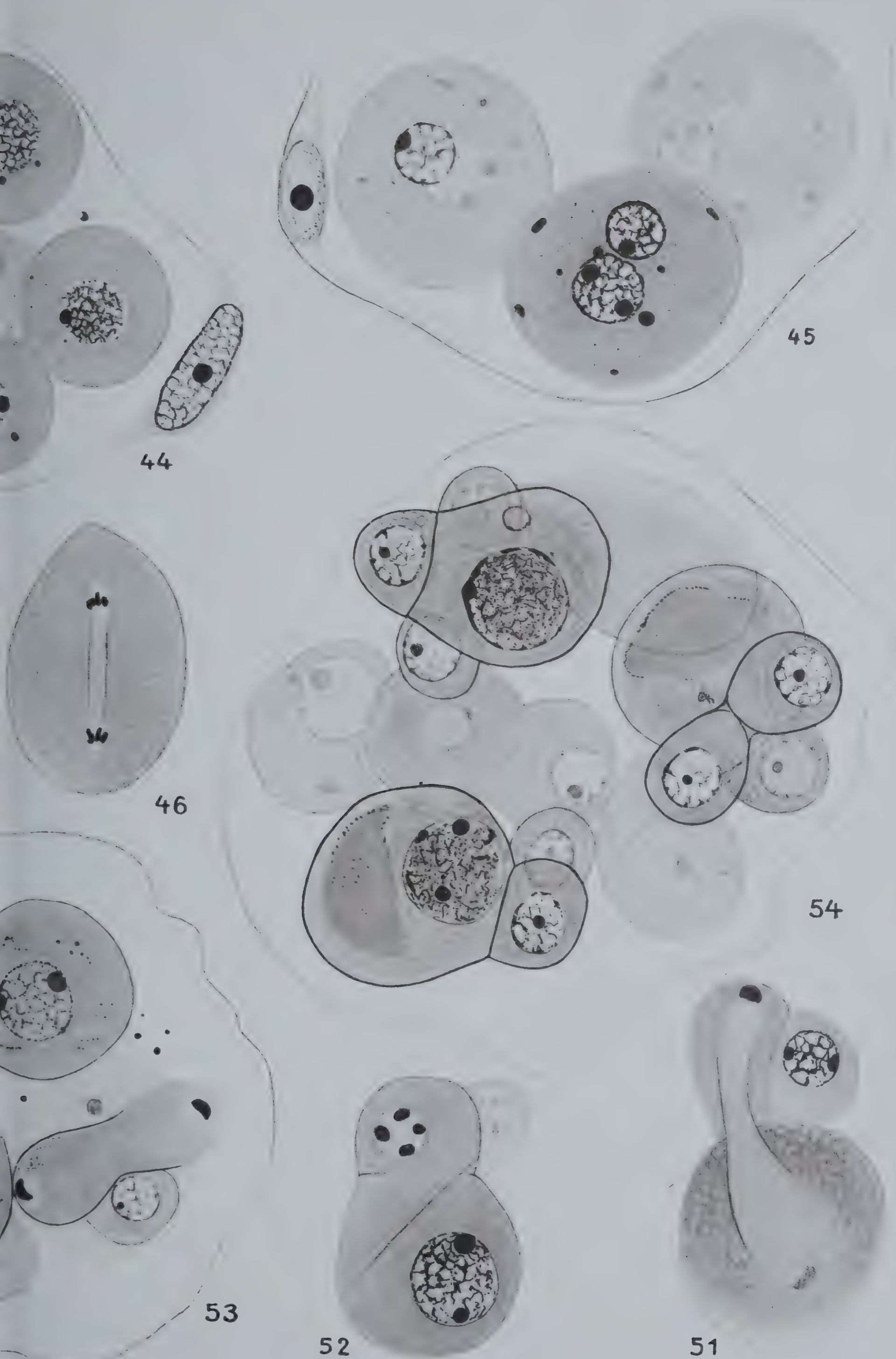
ner in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.



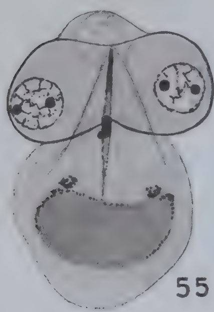
L. Granata gez.

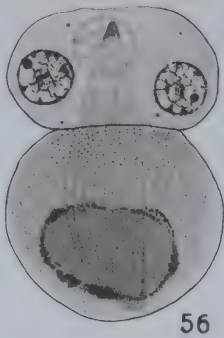
Verlag von Gu

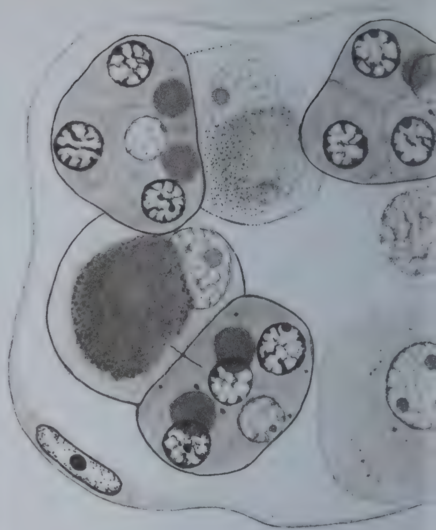


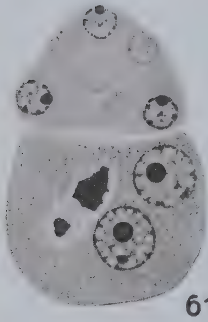
her in Jena.

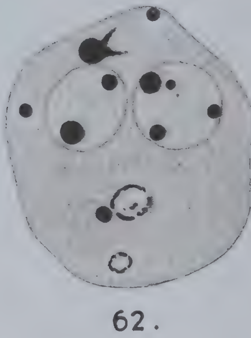
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

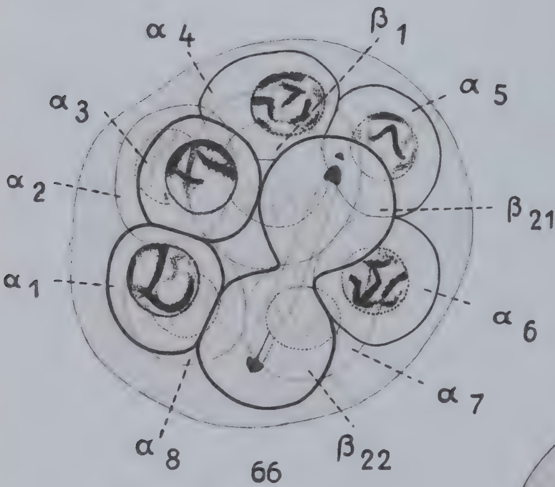

55

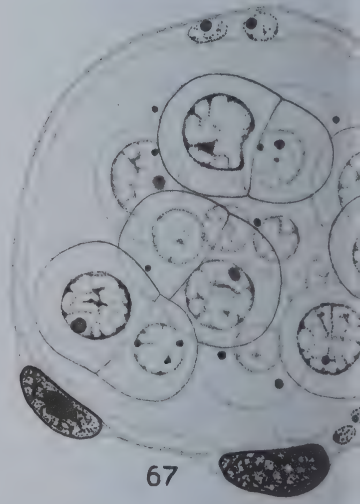

56

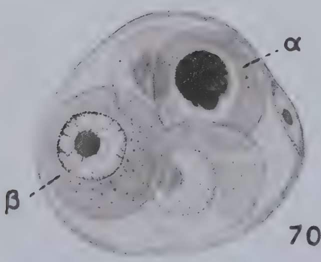



61

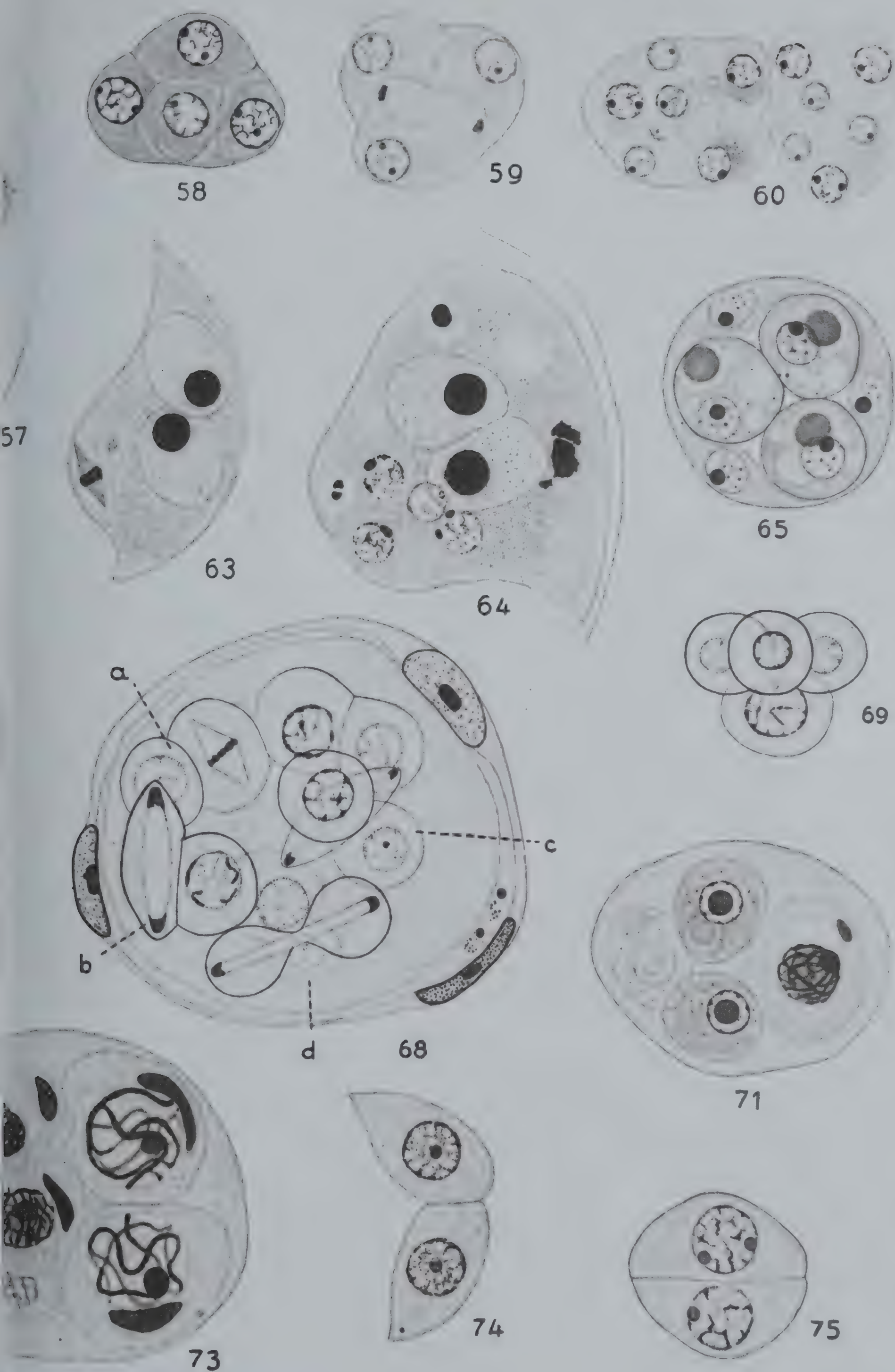

62.


α 4
β 1
α 3
α 5
α 2
β 21
α 1
α 6
α 7
α 8
66
β 22


67

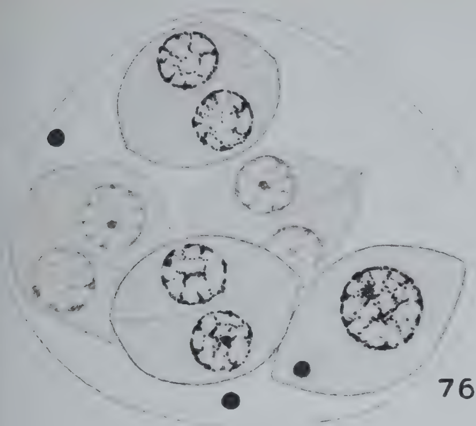

α
β
70


72

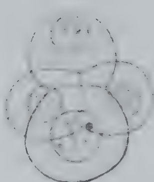


:her in Jena.

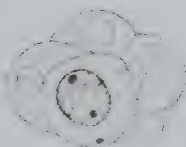
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.



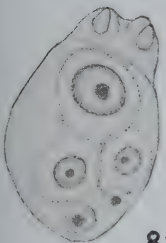




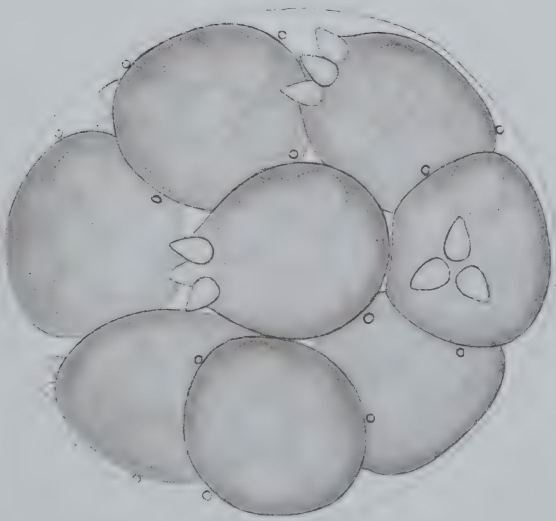












L. Granata gez. Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten zu Hamburg.
Direktor: Ober-Med.-Rat Prof. Dr. Nocht. Abteilungsvorsteher: Dr. E. Reichenow.

Beitrag zur Infektion der Maus mit *Sarcocystis tenella.*

Von
Dr. **Kei Arai** (Tokio, Japan).

(Hierzu 1 Textfigur und Tafel 11.)

Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Sarcosporidien, die von verschiedenen Autoren an Mäusen mit dem Hammelsarcosporid, *Sarcocystis tenella*, und mit *S. muris* vorgenommen worden sind, haben zu sehr widersprechenden Ergebnissen geführt. Ich habe mich daher auf Veranlassung von Herrn Dr. Reichenow dem Studium dieser Frage zugewandt. Die beschränkte Zeit meines Aufenthaltes in Hamburg zwang mich, diese Untersuchungen vorläufig zu unterbrechen, ehe sie abgeschlossen werden konnten, doch habe ich bezüglich der Infektionsweise der Maus mit *Sarcocystis tenella* einige Beobachtungen gemacht, die ich kurz mitteilen möchte, da sie von den Angaben der früheren Untersucher abweichen.

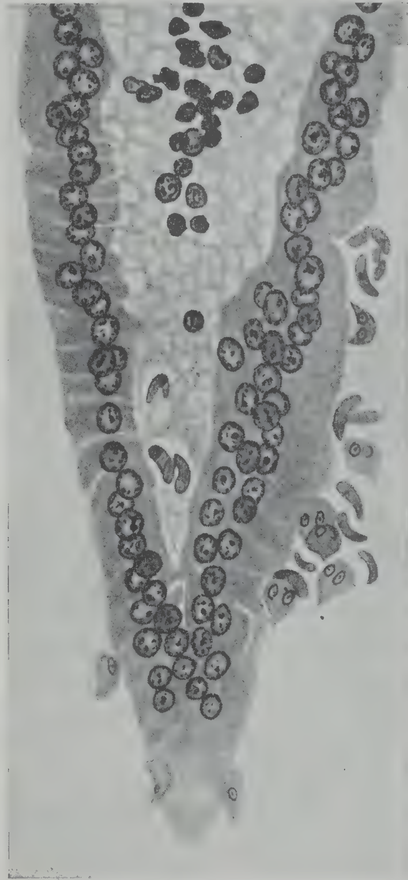
Erdmann (1910), die zuerst die Möglichkeit nachwies, Mäuse mit *S. tenella* zu infizieren, fand zwischen dem 10. und 20. Tage nach der Infektion im Darmlumen amöbenartige Gebilde und in den Lymphspalten der Darmmuskulatur mehrkernige Formen, deren Zugehörigkeit zu den Sacrosporidien sie aber selbst nicht mit Sicherheit behaupten konnte. Später (1914) beschrieb sie noch 6 Tage nach der Infektion beobachtete kleine Schizogonieformen, die sie jedoch gleichfalls nicht ohne Vorbehalt als Entwicklungsstadien der Sarcosporidien ansprach. Crawley (1914, 1916) beschrieb eine

Entwicklung der Sporen von *Sarcocystis tenella* im Dünndarmepithel, die sich durch eine erstaunliche Geschwindigkeit auszeichnete. Schon nach 5 Stunden war eine deutliche Differenzierung in männliche und weibliche Formen erfolgt. Die männlichen bestanden schließlich nur noch aus dem vergrößerten Kern, an dessen Peripherie Chromatinkörnchen auftraten, die sich in Microgameten verwandelten, welche dann die Macrogameten befruchten sollten. Schon die seltsame Art der Microgametenbildung muß Zweifel daran erwecken, daß es sich bei diesen Bildern um normale Entwicklungsvorgänge handelt. Marullaz (1920), der mit Infektion von *Sarcocystis muris* arbeitete, hat die von Crawley in den Darmzellen beobachteten Befruchtungsvorgänge nicht gesehen. Er fand die Sporen $1^3/_4$ Stunden nach der Fütterung innerhalb der Epithelzellen. Hier sollen sie sich durch eine mitotische Teilung vermehren, die nach den primitiven Abbildungen zu schließen, der Mitose einer Epithelzelle recht ähnlich ist. Solche Mitosen fand Marullaz auch in den Lymphspalten und in der Muscularis des Darms, wobei es sich um Teilungsbilder von Lymphocyten handeln könnte. An diese Stadien werden andere angeschlossen, die sich vom 11. Tage an in der Leber frei und intracellulär fanden, deren Zugehörigkeit zu *S. muris* aber in keiner Weise wahrscheinlich gemacht ist.

Bei meinen eigenen Fütterungsversuchen mit *S. tenella* mußte ich die Erfahrung machen, daß die Infektion der Maus keineswegs mit solcher Sicherheit gelingt, wie es nach den bisherigen Angaben in der Literatur den Anschein hat. Vorbedingung ist, daß das Material ganz frisch, möglichst schnell nach dem Schlachten des Schafes verfüttert wird. Schon mit 5 Stunden altem Material hatte ich negative Ergebnisse. Zur Feststellung der Lebensfähigkeit der Sporen ist der Zusatz 1 proz. wässeriger Eosinlösung zu dem zerzupften Material gut verwendbar. Es zeigte sich bei dieser Methode, daß der Prozentsatz der sich färbenden Sarcosporidien ständig zunahm, je älter das Material war. Aufbewahrung des Materials im Eisschrank beschleunigt das Absterben der Sporen. So fand ich etwa 10 Stunden nach der Entnahme aus dem geschlachteten Tier bereits mehr als $^2/_3$ aller kühl gehaltenen Sporen mit Eosin gefärbt, während in gleichzeitig untersuchtem, bei Zimmertemperatur aufbewahrtem Material die Zahl der ungefärbten Sporen eine bedeutend größere war.

Zur Untersuchung der ersten Entwicklungsvorgänge von *S. tenella* habe ich Mäuse 2, 4, 6, 10 und 20 Stunden nach der Verfütterung der Sporen getötet und sowohl Ausstriche wie Schnittpräparate vom

Magen, von verschiedenen Teilen des Dünndarms, vom Blinddarm und Dickdarm durchgesehen. Die Ergebnisse waren folgende: 2 Stunden nach der Fütterung fanden sich die Sporen in der ganzen Länge des Dünndarms sowie am Anfangsteil des Dickdarms; am zahlreichsten waren sie im oberen Abschnitt des Dünndarms. Sie waren in ihrer Morphologie unverändert, nur die im Blinddarm und Dickdarm befindlichen zeigten bereits eine undeutliche Struktur. Bei der Eosinprobe blieben alle im Dünndarm befindlichen Sporen ungefärbt. 4 Stunden nach der Fütterung waren die Sarcosporidien gleichfalls im ganzen Dünndarm sowie im Dickdarm zu finden, am reichlichsten in den hinteren Teilen des Dünndarms. Sie waren jedoch in ihrer Form verändert und zwar um so mehr, je weiter abwärts im Darme sie lagen. Sie hatten eine ovale oder völlig abgekugelte Gestalt angenommen und zeigten auch eine Veränderung der inneren Struktur. Derartige Formveränderungen hat auch Crawley beschrieben und hält sie für einen normalen Entwicklungsvorgang. Die Untersuchung des Materials in Eosinlösung zeigt jedoch, daß es sich hierbei um abgestorbene Formen handelt, da sie sich mit Eosin sämtlich färben. 6 Stunden nach der Fütterung und zu noch späteren Zeiten waren im ganzen Verdauungskanal keine Sarcosporidien mehr nachzuweisen. Die Schnittpräparate 2 Stunden nach der Fütterung zeigten im vorderen Teile des Dünndarms nicht seltene Bilder, aus denen ein Eindringen der unveränderten Sporen in das Darmepithel zu erkennen ist. Einige typische der-



Textfig. A.

artige Bilder habe ich in den Microphotogrammen 1—3 auf Tafel 11 und in der Textfigur A wiedergegeben. In Microphotogramm 1 sieht man zwei an der Oberfläche auseinanderklaffende Epithelzellen, die auf diese Weise eine trichterförmige Vertiefung bilden, in der eine Sarcosporidienspore liegt. In Nr. 2 finden wir eine solche Spore in ihrer ganzen Länge zwischen zwei Epithelzellen eingekeilt. Nr. 3 zeigt ein noch späteres Stadium. Die Spore liegt teils zwischen den basalen Enden der Epithelzellen und teils bereits in dem subepithelialen Gewebe. In der umstehenden Textfigur sehen wir schließlich 4 Sporen auf einem Haufen im subepithelialen Gewebe liegen, während zahlreiche weitere Sporen neben einigen Lamblien an der Oberfläche des Epithels vorhanden sind. Es braucht nicht besonders bemerkt zu werden, daß es sich hier nicht etwa um Kunstprodukte handelt, um Sporen, die bei der Herstellung der Schnitte in das Epithel hineingeschoben worden sind. Das Epithel ist an den betreffenden Stellen völlig unversehrt und die gleiche Schärfe der Sporen und der Zellkerne auf den Microphotogrammen läßt ja ohne weiteres erkennen, daß die Sporen dem Schnitte nicht etwa aufgelagert sind. 4 Stunden nach der Fütterung und später wurden im Darmgewebe keine Sporen mehr gefunden.

Aus den obigen Befunden ergibt sich, daß ein Teil der Sporen sehr schnell nach dem Passieren des Magens in das Darmgewebe einwandert. Diejenigen, denen dies nicht gleich gelingt und die weiter darmabwärts befördert werden, unterliegen sämtlich der Verdauung. Die Durchwanderung der Epithelschicht erfolgt zwischen den Epithelzellen; intracelluläre Stadien habe ich im Gegensatz zu den früheren Untersuchern nicht gefunden.

Die geringe Widerstandskraft der Sporen gegenüber den Verdauungssäften läßt sich auch in vitro zeigen. Ich habe Versuche mit salzsaurer 0,5 proz. Pepsinlösung, alkalischer 0,5 proz. Pankreatinlösung und alkalischer 0.5 proz. Trypsinlösung vorgenommen. Dabei hat sich ergeben, daß das Pepsin am schwächsten, das Pankreatin am stärksten auf die Sporen einwirkt. Bei einer Temperatur von 37° wurden sie innerhalb von 4 Stunden durch das Pankreatin vollkommen verdaut.

Wie haben wir uns nun den Vorgang des Eindringens in das Epithel vorzustellen? Eine Eigenbewegung der Sporen ist weder an frisch aus dem Darme entnommenem Material, noch bei Zusatz der Verdauungssäfte in vitro zu beobachten. Auch zeigen die Bilder der Schnitte, daß die Spore bald mit dem einen, bald mit dem anderen Ende voran zwischen den Epithelzellen liegt. Die

Einwanderung erfolgt also offenbar passiv, und es ist zu vermuten, daß das Auseinanderweichen der Epithelzellen durch eine Toxinwirkung der durch den Darminhalt an die Darmwand gepreßten Sporen bewirkt wird. Das Bestehen einer derartigen toxischen Wirkung der Sporen geht auch schon aus der von Erdmann und von Crawley gemachten Beobachtung hervor, daß als Folge der Sarcosporidienfütterung im Dünndarm häufig Epithelabstoßungen auftreten.

Die in das subepitheliale Gewebe gelangten Sporen bleiben dort offenbar nur sehr kurze Zeit liegen; denn, wie oben schon bemerkt wurde, waren sie bereits 4 Stunden nach der Fütterung dort nicht mehr nachzuweisen. Sie mußten also, falls sie nicht zugrunde gegangen waren, von dem Lymph- oder Blutstrom dort fortgeführt worden sein. Ich habe daher bei zahlreichen Mäusen zu verschiedenen Zeiten nach der Fütterung Blutuntersuchungen vorgenommen, indem ich von dem Blute des Schwanzes oder des Herzens Präparate nach der bekannten Methode des dicken Tropfens anfertigte und mit Giemsa-Lösung färbte.

Es ist bereits bekannt, daß bei dem Vorhandensein reifer Sarcosporidiencysten in der Muskulatur auch Sporen im Blute kreisend vorkommen. Diesen Befund habe auch ich bei allen Mäusen machen können, bei denen reife Sarcosporidien vorhanden waren. Bei der Untersuchung der frisch infizierten Mäuse war jedoch in der Mehrzahl der Fälle das Suchen nach den Sporen erfolglos, nur in zwei Fällen hatte ich ein positives Ergebnis. Einmal wurden in dem Schwanzblute 5 Stunden nach der Verfütterung Sporen nachgewiesen (eine derartige Spore zeigt das Microphotogramm Nr. 4 auf Tafel 11), während die Untersuchung bei derselben Maus vor diesem Zeitpunkt, nämlich 1, 2 und 3 Stunden nach der Fütterung, und nachher negativ ausfiel. Im zweiten Falle fand ich Sporen im Herzblut bei einer 6 Stunden nach der Verfütterung getöteten Maus. In beiden Fällen kam in dem dicken Tropfen etwa eine Spore auf drei Gesichtsfelder der Immersion. Morphologische Veränderungen waren an den Sporen noch nicht zu erkennen. Bemerkt sei, daß bei diesen beiden Mäusen natürlich zur Kontrolle auch die Muskulatur auf das Bestehen einer Spontaninfektion mit Sarcosporidien untersucht worden und daß diese Untersuchung negativ ausgefallen war. Alle Blutuntersuchungen bei Mäusen zu einem späteren Zeitpunkte, ferner solche, die in der Zeit 35—50 Tage nach der Verfütterung vorgenommen wurden, und bei denen die Muskulatur bereits unreife Sarcosporidiencysten enthielt, fielen negativ aus.

Das weitere Schicksal der Sporen bis zu dem Auftreten der Entwicklungsstadien in der Muskulatur habe ich noch nicht aufklären können. Die Bedeutung meiner bisherigen Befunde scheint mir darin zu liegen, daß sie unvereinbar sind mit der Annahme einer Sarcosporidienentwicklung im Darmepithel, die ja auch, wie die eingangs gegebene kurze Literaturübersicht zeigt, durch Tatsachen nur schlecht gestützt ist. Man könnte nur einwenden, daß das Eindringen der Sporen in die Darmwand und der Übertritt in das Blut zufälliger Natur und ein für die Infektion der Maus überhaupt bedeutungsloser Vorgang sei. Die sichere Entscheidung kann hier erst gegeben werden, wenn die Lücke in der Entwicklung zwischen den im Blut gefundenen Sporen und den ersten in der Muskulatur auftretenden Formen ausgefüllt ist.

Literaturverzeichnis.

Crawley, H.: The evolution of Sarcocystis muris in the intestinal cells of the mouse. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 1914 Bd. 66 p. 432.

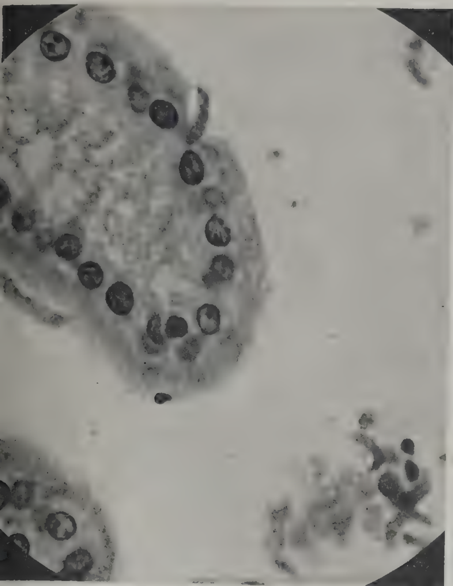
—: The sexual evolution of Sarcocystis muris. Ibid. 1916 Bd. 68 p. 2.

Erdmann, Rh.: Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Hammelsarcosporids in der Maus. Zentralbl. f. Bakt. I. Abt. (Orig.) 1910 Bd. 53 p. 510.

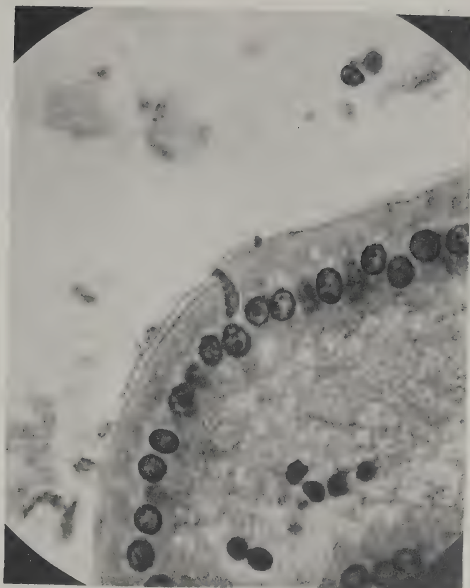
—: The schizogony in the life-cycle of Sarcocystis muris. Proc. Soc. exper. Biol. and Med. 1914 Bd. 11 p. 152.

Marullaz, M.: Sur l'évolution de Sarcocystis muris. Ann. de l'Inst. Pasteur 1920 Bd. 34 p. 547.

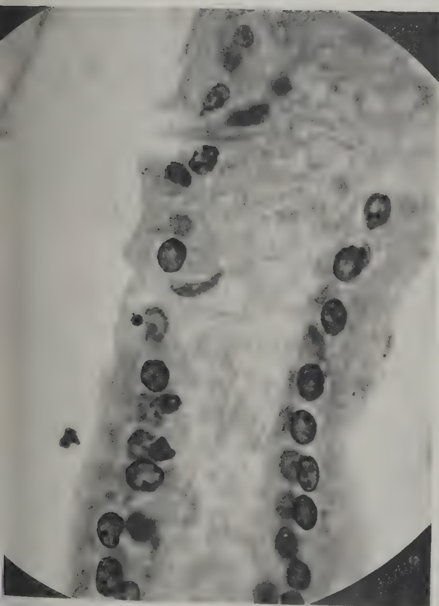
(Erklärung der Tafel 11 im Text.)



1



2



3



4

Arai

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

A Study of Spiral Movement in the Ciliate Infusoria.

By
W. E. Bullington,
Zoological Laboratory, University of Kansas, Lawrence.

(With 9 textfigures.)

Contents.

Introduction.

Probably the first record we have of the study of spiral movement in one-celled organisms is that of Nägeli, in 1860, of the paths of flagellates and swarm spores. Later investigators reported spiral movement in various other protozoan organisms but they apparently were unable to get away from the idea that it was a purposeless reaction of no special importance. Kent (1882) mentions the occurrence of spiral movement in various ciliates but the spiral itself meant little or nothing to him. He did not concern himself with the question of why or how it occurred. It is only within the last twenty-five years that the question of spiral movement has been considered of sufficient importance in the life of the protozoan organism to merit special attention. Jennings (1898—1906) seems to be the first investigator to regard it as an important factor in the study of these animals. He contributed much valuable information to this subject which has served as a basis for the work of all succeeding investigators. In 1901 (p. 370—371) he regarded spiral movement as the only method by which these organisms could swim in a straight course, believing spiral swimming due to an adaptation of movement to shape of body. Later in the same paper (p. 372) he decided that unsymmetrical form was due rather to an adaptation to this method of swimming. In 1902 (p. 233) he found spiral swimming due to another cause, viz., the direction of contraction of the body cilia, since this same swerving continued regardless of size, shape, or mutilation of the body of the organism.

In 1917 D'Arcy W. Thompson thought movement of infusoria due to a sort of molecular bombardment slmilar to that of Brownian movement.

In 1920, Schaeffer found a great variety of organisms swimming in spiral paths and came to the conclusion that spiral movement was the most natural method of movement for all animals devoid of image-forming eyes or equilibrating organs. He blazed a new trail in breaking away from the idea that the reactions of these animals were due to tropisms or to chemical and physical stimuli. He believed there was a directive center in these organisms, a sort of automatic mechanism, which controlled their movements somewhat as the brain center controls the movements and reactions of the higher animals, so that when free from stimulation a spiral path was followed. He thought it very improbable that spiral

swimming was an acquired habit but believed the cause for its existence was locked up in phylogeny.

Acknowledgments.

I wish to take this opportunity of expressing my deep appreciation particularly to Dr. A. A. Schaeffer for his helpful suggestions and criticism of my work throughout its entire period of preparation. It was at his suggestion and under his direction that this work was undertaken more than two years ago. I wish also to take this opportunity of expressing my appreciation to Dr. C. B. Davenport for his help in making it possible for me to carry on this work at Cold Spring Harbor during the summers of 1922—1923 and I wish also to thank Dr. L. L. Woodruff for his kindness in contributing *Paramaecium calkinsi* Woodruff included in this study.

Materials.

The Infusoria studied in these experiments were collected in widely separated places as they appeared from time to time throughout the entire two years. Some came up in ordinary infusion cultures set up in the laboratory; others came from fresh water cultures collected from the swamps of Lonsdale and Middlebrook in the outskirts of Knoxville, and from Second Creek just north of the University campus; a few came up in sphagnum cultures set up in the laboratory from sphagnum shipped in from eastern Pennsylvania, and still others in salt water cultures set up in Knoxville from sea weed and sea water shipped in from Cold Spring Harbor. The majority, however, were found at Cold Spring Harbor during the summers of 1921, 1922 and 1923. These were collected from the surrounding fresh water lakes and pools, from floating eel grass gathered in both the outer and inner harbors, and from shells dredged up from the boutom of Long Island Sound just off Llodys Neck. A few were also found in a salt marsh on the south side of Oyster Bay, while still others came from floating eel grass in Great South Bay. A great many were obtained from the brackish

water marsh-pools on Gilgo Beach on the south shore of Long Island, where they occurred in great numbers. But most of the Cold Spring Harbor ciliates came from the Jones Marsh, at the south end of the inner harbor, and from the overflow pond near the engine room. Both the latter places were particularly good collecting places for all sorts Protozoa. The distribution of the organisms studied is fairly wide, therefore, and it is believed that their reactions are representative.

Methods.

These animals were studied in watch glasses under a binocular microscope and the direction of spiral determined while they were swimming freely through the water. In doubtful cases the direction was determined while they were swimming directly toward or away from the surface film. Use was made of the high power objectives and oil immersion lenses of the compound microscope for determining structure. For identification, access was had to the papers of Kent, Bütschli, Conn, Entz, Wrzesniowski, Stein, Penard, Lachmann, Roux, Schewiakoff, Ehrenberg, Sand, Calkins, Stokes, and Poche.

Spiral Movement in the Ciliates.

Relation of Taxonomy to Direction of Spiral.

(Table 2.)

My first observations on spiral movement were made on a group of 88 ciliates which I had studied up to the beginning of the summer of 1922. The results of these studies were such that this work was continued with the idea of studying a much larger number of species in order to determine whether these results were constant and characteristic or only accidental. Each one of these 88 ciliates swam in spirals when swimming freely through the water, and by the term spiral we mean rotation of the body on its own long axis and revolution of the body on the axis of progression. These two movements combined with forward movement compose the spiral path. Jennings 1906 p. 44 apparently uses these terms,

Table 2. Relation of Taxonomy to. Direction of Spiral.

Groups	Infusoria studied at Knoxville previous to summer of 1922				Infusoria studied at Cold Spring Harbor during summer of 1922				Infusoria studied at Cold Spring Harbor summer of 1923				Total number Infusoria studied, including 24 not listed in other groups			
	Total number studied	Number rotating Left	Number rotating Right	With both species	Total number studied	Number rotating Left	Number rotating Right	With both species	Total number studied	Number rotating Left	Number rotating Right	With both species	Total number studied	Number rotating Left	Number rotating Right	With both species
Families																
Holotricha	10	5	1	4	5	2	1	2	4	—	2	2	12	4	2	6
Heterotricha	4	4	—	—	1	—	—	1	1	1	—	—	3	1	—	2
Peritricha	3	—	2	1	2	1	1	—	1	1	—	—	3	—	—	3
Hypotricha	5	3	—	2	5	4	—	1	5	2	2	1	6	3	1	2
Totals	22	12	3	7	13	7	2	4	11	4	4	3	24	8	3	13
Genera																
Holotricha	21	12	6	3	9	6	3	—	9	3	6	—	27	11	10	6
Heterotricha	7	7	—	—	2	2	—	—	1	1	—	—	8	6	1	1
Peritricha	8	3	5	—	6	3	2	1	1	1	—	—	12	5	4	3
Hypotricha	15	10	5	—	5	5	—	—	5	2	3	—	21	14	5	2
Totals	51	32	16	3	22	16	5	1	16	7	9	—	68	36	20	12
Species																
Holotricha	35	24	11	—	14	7	7	—	11	4	7	—	60	35	25	—
Heterotricha	14	13	1	—	2	2	—	—	2	2	—	—	18	16	2	—
Peritricha	11	4	7	—	13	6	7	—	1	1	—	—	36	14	22	—
Hypotricha	28	20	8	—	10	9	1	—	8	4	4	—	50	37	13	—
Totals	88	61	27	—	39	24	15	—	22	11	11	—	164	102	62	—

rotation and revolution, as synonymous, but in this paper rotation has reference to spinning on an axis while revolution has reference to moving in an orbit along the axis of progression. There was in all these 88 species only one complete rotation of the body in each complete revolution, and both were in the same direction: i. e., if rotation was over to the left, revolution was also over to the left. Moreover, the direction of this spiral was constant and characteristic for each species at all times. In no species did some of the individuals swim in spirals in one direction while others swam in spirals in the opposite direction, nor did the same individual in any case alternate from one to the other direction, although at one time there were two species (seebelow) which appeared to spiral in either direction, alternating from one to the other. Later observation, however, showed this to be an optical illusion and not a true direction.

Lembadion bullinum O. F. Müll. was first found at Cold Spring Harbor during the summer of 1921 and at that time the spiral appeared to be in either direction. Later, however, at two different times, this same species was found at Knoxville and the spiral studied carefully, but in every case the direction was to the right only. Since no others have been found spiraling to the left, the first apparent observation was undoubtedly an optical illusion, and the true direction of the spiral for this species is from left over to the right.

Urocentrum turbo O. F. Müll. was first observed at Knoxville in June, 1921, and the spiral path was seen distinctly to the right. But when the same species was observed later that same summer at Cold Spring Harbor, the direction of the spiral appeared both to the right and to the left. A great many individuals (25—50) were studied again but more critically, at Knoxville on January 3, 1922, 12—15 individuals were studied January 7, 1922, and 10—12 individuals were studied January 3, 1922, and in each instance in all these groups, the direction of the spiral was definitely over to the right at all times. The left-hand spiral apparently seen at Cold Spring Harbor, was without doubt another case of optical illusion. The true direction of the spiral in this species is considered, therefore, as from left to the right.

Although the direction of spiral was found to be constant and characteristic for each species, this direction was not found to be the same for all species. The 88 species did not all spiral in the same direction neither did they divide equally between the two

directions-right and left. Two out of every three swam in spirals over to the left. Sixty-one of the 88 species spiraled to the left while 27 spiraled to the right. By the terms over to the right and over to the left is meant, in the former, a direction similar to that of the movement of the hands of a clock when the observer is looking directly at its face in its normal position, and in the latter, a direction of movement opposite to that of the hands of a clock, the position of the observer being the same. These spirals may also be spoken of as clockwise and counterclockwise, or as right-hand spirals and left-hand spirals respectively. The right and left referring to the right and left of the organism as it moves through the water. Both kinds of spirals are shown below (Fig. 1).

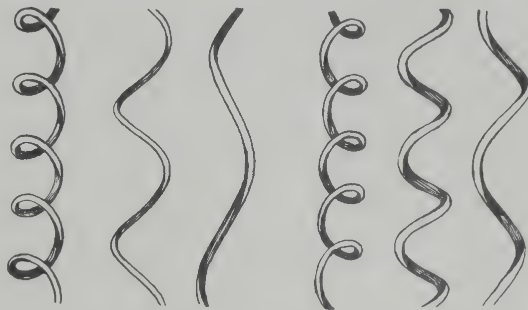


Fig. 1. Right and left-land spirals.

No reason was found for this large preponderance of left spiraling over right spiraling, nor for the constancy of direction the spiral in the species, but it led to the idea that probably after of all this constancy of direction and preponderance of lefts did not end with the species but extended to the larger groups, — the genus and the family. It was thought that perhaps it might be related in some way with the taxonomy of the organism, the division on the basis of spiral swimming into left spiraling and but right spiraling, being closely connected with the division into the various taxonomic groups. Comparisons were then made of these groups, the genera and the families, with the following results.

Of the fifty-one genera represented in these 88 species, 49 were found to separate actually and definitely, on the basis of spiral swimming, into left spiraling and right spiraling in the proportion of 2 lefts to 1 right, as in the species; i. e., 33 of the 49 genera swam in spirals to the left and 16 in spirals to the right. But two genera *Trachelocerca* and *Lacrymaria*, contained both kinds of species, one left spiraling and one right spiraling in each genus, and could not be so divided. In an examination of the classification of the species of these two genera we found the two species of *Trachelocerca* very much alike

in general appearance and were thought probably correctly classified, but the two species of *Lacrymaria* seemed to be generically different and were most likely incorrectly classified. The species *L. cohnii* S. K. appeared to be the species in this genus which was incorrectly classified.

In the families, 15 of the 22 represented, separated also on the basis of spiral swimming into left spiraling and right spiraling the proportion being, in this case, 4 to 1; twelve families being found to swim in spirals to the left and 3 in spirals to the right. A relation betwen division into taxonomic groups and division on the basis of direction of spiral, at least in this particular group, did actually exist, therefore, in 100 % of the species, approximately 94 % of the genera, and about 68 % of the families.

The above figures, however, include all genera and families represented, whether this representation was by only one species or by more than one. Thirty-six genera were represented by only one species, while 5 families were represented by only one genus of only one species each. When these genera and families were eliminiated and only those of two or more species were considered, we had left 14 genera, of which 9 spiraled to the left, 2 spiraled to the right, and 3 contained both kinds of species. Eleven of the 14 genera or 78 %, with two or more species, therefore, showed a relation between direction of spiral and taxonomy, — the proportion being 4,5 lefts to 1 right. In the 16 families which contained two or more species, 8 spiraled to the left, 1 to the right, and 7 contained both species. Direction of spiral in 9 of the 16 families or 56 %, with two or more species, therefore, is apparently related to taxonomy in the proportion of 8 lefts to 1 right.

Now since one of the most important results in these comparisons, and in the study of these 88 ciliates, is this large proportion of left spiraling to right spiraling, and since, generally speaking, all later species were studied more or less in groups, it seemed desirable to present these groups as they were studied, rather than taxonomically as a whole. It is evident, that on account of their sporadic appearance, only a small number of all the known species of ciliates can be critically studied at any one time. If several large groups of species selected at random, however, give essentially the same results as that shown by all the groups when taken as a whole, it may then be presumed that the proportion of left spiraling found in the whole group of species studied, is the same as that existing in all known ciliates.

Species Studied During the Summer of 1922.

Thirty-nine additional species studied during the summer of 1922 were also found to swim in spiral paths and they contained approximately the same proportion of left spiraling to right spiraling and the same constancy of direction in the species. One other species, however, observed at Cold Spring Harbor during the summer of 1921, — *Paramaecium marina* S. K. — and found apparently spiraling to the right, was found in large numbers during the summer of 1922 in a brackish marsh, south side of Oyster Bay. The spiral in every individual was carefully investigated and found to be definitely to the left. The first observation is considered an optical illusion, therefore, and the true direction of the spiral in this species is considered as from right over to the left. One explanation for these mistaken observations in 1921 is the fact that the spiral in part of the species studied in 1921 had to be studied with a compound microscope, whereas, up to this time the spiral had been studied with a binocular microscope. One is much more easily deceived as to actual direction of the spiral with a compound than with a binocular microscope, and this fact may have been overlooked at the time. It is significant that all individuals of every species seen since that time spiral in the one direction only.

In the 22 genera of this group 21 were classified on the basis of spiral swimming into left spiraling genera and right spiraling genera in the proportion of 3 left spiraling to 1 right spiraling. And in the families, the direction of spiral of 9 out of 13 appeared related to taxonomy in the proportion of 3.5 lefts to 1 right, — 7 families spiraling to the left and 2 spiraling to the right. The four remaining families contained both kinds of species. The high degree of correlation between division into taxonomic groups, and into groupe based on direction of spiral, found to exist in the species of the previous group, therefore, remained unchanged, but the 94 % relation in the genera increased to 95 %, and the 68 % in the families increased to 70 %.

Species Studied During the Summer of 1923.

Twenty-two other species were studied during the summer of 1923 and each one, as before, was found to swim in spiral paths. Again the direction was found to be constant in each species, but the preponderance of left spiraling found in the two preceeding groups, did not exist in this group. Eleven of the 22 species swam

in spirals to the left and 11 in spirals to the right. This decrease in the number of species spiraling to the left is probably accounted for in the comparatively small number of species studied. The 16 genera represented in this group, separated completely into left and right spiraling genera in the proportion of about 1 left to 1 right, as in the species. Three of the families contained both kinds of species and of the other 8 families, 4 spiraled to the left and 4 to the right. Since, however, some of these genera and families are represented by only one species, these results are not significant by themselves, but are of interest in connection with the other groups already studied.

Total Number of Species Studied.

One hundred sixty-four ciliates and one suctorian have now been studied. Since the number is comparatively large, and since they came from widely separated places at various times during the year and under a great variety of conditions, they are believed to be representative and their reactions typical. Every one of the 164 ciliates swims in a spiral path when swimming freely through the water, the spiral, as stated previously, consisting of both rotation and revolution. Not one was found to swim in any other manner, although Jennings, for example, in 1900 (p. 248) reported *Bursaria truncatella* O. F. Müll. swimming forward for some time without revolving. This species is included in the 164 ciliates listed in this paper, however, and in no case was an individual found swimming freely without revolving in regular spirals. The only time it fails to revolve is when feeding along over the bottom or surface film, or on some debris. Jennings, in the same paper (p. 253), also stated that, "the Hypotricha do not revolve as they move through the water, as is done by most other infusoria, but run along the bottom with the ventral side below", although he had just previously stated that *Oxytricha fallax* Stein swam freely through the water "revolving on its axis". Later, also in 1902 (p. 227), he reported free swimming and a spiral path in *Stylonychia*. But free swimming and a spiral path in the Hypotricha are not limited to *Stylonychia* and *Oxytricha*. The *Euplotidae*, *Lionotidae*, and all other members of this order swim freely equally as well, and when they do, they swim constantly in regular spirals. The factors of size, shape, and classification have nothing whatever to do with the cause or prevention of a spiral. It is followed in spite of them. Practically every variation in size and shape of body has been studied in these

ciliates and no individual of any one of these species has been found free from this "spiral urge". The cylindrical *Prorodon*, *Coleps*, and *Didinium*; the flattened leaf-like *Loxophyllum* and *Loxodes*; the long cylindrical *Spirostomum*; the bugle-shaped *Stentor*; the colonial *Vorticellidae*, and the deep-grooved *Paramaecium*, all move in spiral paths in free swimming. SCHAEFFER (1920) makes the statement that "all moving organisms are subject to the tendency to move in spiral paths". So strong, in fact, is this spiraling tendency in these organism that pieces of any size or shape, dissected from any part of the body, continue to swim in spiral paths similar to that of the original organism (JENNINGS 1902).

The spiral path of a free swimming ciliate, therefore, bears a definite relation to this free swimming, and this relation is absolute so far as the spiral is concerned. But it is not absolute to the extent that if one occurs the other occurs. Free swimming never occurs without spiraling, but spiraling may occur without free swimming. Decreasing the temperature of Paramecia decreases the speed and at the same time increases proportionally the number of spiral turns of the body (SCHAEFFER 1920). Forward movement may cease altogether in some ciliates and the organism continue to spiral. *Urocentrum turbo* O. F. Müll. and one species of *Strombidium* frequently cease swimming through the water and attach themselves to some debris. At such times they spin around on the body axis and at the same time revolve in an orbit.

The width of this spiral in free swimming also appears to be regular for each species. It may be narrow or it may be wide for any particular species, but this width once determined seems to remain fairly constant. It is characteristic of the species and varies, if it varies at all, within rather narrow limits. The number of spiral turns of the body, however, may be many or few, increasing or decreasing with an increase or decrease of speed, respectively, but in normal free swimming this change is so small that even it may be considered characteristic. Some ciliates, such as, *Urocentrum*, *Strombidium*, *Vorticella*, *Halteria*, *Mesodinium*, and *Didinium*, etc., are characterized by a wide spiral; others, such as, *Frontonia*, *Loxophyllum*, and *Loxodes*, are characterized by a spiral of medium width. Paramecia swim usually in very narrow spirals with long spiral turns, while *Euplotes*, *Stylonychia*, and *Oxytricha* swim in narrow spirals with short spiral turns.

Since both rotation and revolution combine to form the spiral path of these organisms, the direction of both must be the same at

all times for each particular species. If the swerving, and its consequent revolution in the axis of progression, is to the left, rotation on the long axis of the body is also to the left, and vice versa. No ciliate swims by revolving to the left and rotating to the right. Both must be to the right or both to the left and there ist no changing. This relation is definite and absolute. Kofoid and Swezy (1921), however, in a study of the Unarmored Dinoflagellata have reported in three species of these organisms the extremely peculiar condition of an occasional spiral path made up of rotation on the long axis to the one direction and spiraling in the orbit to the other direction.

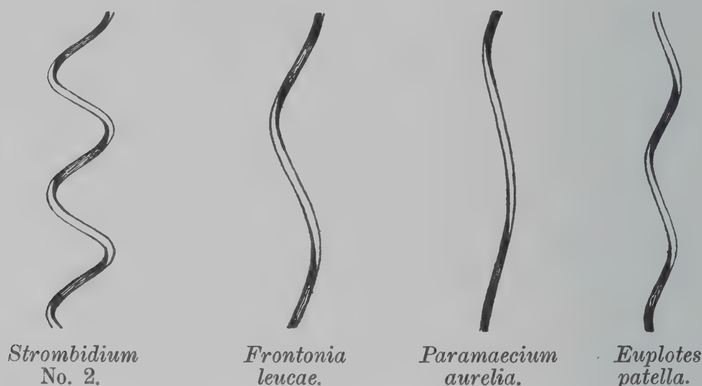


Fig. 2. Spiral paths of different types of ciliates.

Both rotation and revolution in spiral swimming, in addition to moving in the same direction, move together and at the same rate of speed, so that only one rotation on the body axis is completed in one revolution in the orbit. And at no time does one occur without the other. It is this combined movement which gives the spiral its peculiar appearance.

Now, since there is only one rotation on the body axis to one revolution in the orbit, and since the direction of each is the same, the same side of the body of the organism must necessarily be kept to the same side of the spiral, i. e., either to the outside or to the inside of the spiral. This bears out Jennings, (1901 p. 369) statement that, "the body of the organism bears a constant relation to the axis of the spiral". The body turns on its axis only as it moves around in its orbit. In this manner the number of rotations is alwavs equal to the number of revolutions. Moreover, the same side of the body, from the point of view of the

observer, appears each time at the same relative place in the same side of each spiral turn. This side of the body is constant and characteristic and is definable by some structural or other modifications, e. g., the oral groove in Paramecia, and the oral or aboral side of *Euplotes, Oxytricha*, etc. In *Prorodon* and some other ciliates with smooth symmetrical bodies, however, the determination of this side is sometimes difficult. And although this side is structurally definable, all species do not maintain the same side of the body to the same side of the spiral. Some species maintain one side while other species maintain the opposite side to the outside of the spiral. JENNINGS (1900) found *Colpidium colpoda* EHRBG., *Microthorax sulcatus* ENGELM., *Dileptus anser* O. F. MÜLL., and *Loxodes rostrum* O. F. MÜLL., swerving toward a structurally definable side and consequently maintaining this side of the body to the outside of the spiral. Two, however, *M. sulcatus* ENGELM., and *L. rostrum* O. F. MÜLL., kept the oral groove to the inside of the spiral while the other two, *C. colpoda* EHRBG., and *D. anser* O. F. MÜLL., kept the oral groove to the outside of the spiral. In this study, *Paramecium*, *Euplotes*, *Stylonychia*, *Oxytricha*, *Strombidium* no 2, and *Frontonia* no 3, have been found swimming with the oral groove maintained constantly to the inside of the spiral, and the dorsal side of the body always to the outside of the spiral. On the other hand, *Amphileptus, Lembadion, Colpidium, Chlamydodon*, and *Aspidisca*, swim with the oral groove alw ys to the outside of the spiral and the convex side of the body always pointing in toward the center of the spiral. It is not known why the species should differ as to the side of the body maintained to the outside of the spiral. It evidently does not correspond with the structure of the body since ciliates of widely varying types of body structure keep the same side of the body to the outside of the spiral, while other ciliates with practically the same body structure, e. g., *Euplotes* and *Aspidisca*, differ in the side of the body kept to the outside of the spiral. *Euplotes* swims constantly with the dorsal or convex side of the body to the outside of the spiral while *Aspidisca* keeps the flattened or ventral side of the body to the outside of the spiral. Furthermore, this difference does not vary with the direction of spiral path of the organism, since we find ciliates spiraling in the same direction keeping opposite sides of the body to the outside of the spiral, e. g., *Euplotes*, and *Aspidisca*, while other ciliates spiraling in different directions maintain the same side of the body to the outside of the spiral, e. g., *Oxytricha* and *Euplotes*.

This variation, however, does not exist in the individuals of a species. All individuals of any one species maintain the same side of the body constantly to the same side of the spiral. They do not alternate from one side to the other.

Now, although no reason is seen for this variation in the side of the body kept to the outside of the spiral, at the same time no reason is known why one side of the body, in preference to the other, should be "selected" for this position. It would appear that one side might be just as satisfactory as the other. It probably means that, in the evolution of a new species, this side is determined at the time of its origin either in the species itself or in the genus to which the species belongs. Apparently either side may be "selected" and with equally as good results, but once this "selection" is made there is no changing. It becomes absolute. The side of the body of these organisms maintained to the outside of the spiral, therefore, is undoubtedly of absolute specific value and no doubt of some generic value.

The direction of this spiral remains constant and characteristic fo each species, being either over to the left or over to the right. And by over to the left and over to the right we mean here the same as in the preceding part of this paper. The direction never varies from one to the other, but is always either to the one side or to the other. No individuals of any species have been found swimming in spirals in opposite directions, nor has the same individual in any one species been seen alternating from one to the other direction. The direction is constant for all individuals of the same species at all times and in all places. Konsuloff (1922), however, claims to have seen *Opalina ranarum* Purk., from *Rana temporaria*, rotating in first one direction and then in the other. But a species of *Opalina*, resembling *Opalina ranarum* Purk., but found in the intestine of the American "Bull frog", *Rana catesbiana*, is included in this paper and the spiral studied carefully in a few individuals, but in no case was it found to be first in the one and then in the other direction. The direction was constantly to the right. Since no *Opalina* is known to have been found in *Rana catesbiana*, however, this species may probably be a new one but this is not believed likely. It is believed that what probably appeared to Konsuloff as a change of direction must undoubtedly have been an optical illusion. This organism is very much flattened, slightly cupped, and more or less transparent, and for this reason it is very easy

to believe that the spiral is first in the one direction and then in the other. When the animal is swimming in a horizontal plane, one can close his eyes momentarily and imagine the spiral to either the left or right, and then upon opening his eys and looking quickly at the organism, actually see that which he imagined. This is not a true direction, however; it is an optical illusion but is sometimes taken for the true direction. In these flattened, more or less transparent forms it is sometimes impossible to determine which is the actual direction until the animal is seen swimming directly toward or away from the observer.

Although the direction of this spiral is constant and characteristic for these 164 species, the direction itself is not the same for all species. Some species swim in spirals to the left and others in spirals to the right. But on the other hand, they do not divide equally between the two directions. The majority swim in spirals to the left. In the first 88 species studied this proportion of left spiraling to right spiraling was as 2 to 1, but it has decreased in the totals to 1,6 to 1. In other words, where 20 ciliates in the first group swam in spirals over to the left to every 10 swimming in spirals to the right, 16 in the totals swim in spirals to the left to every 10 swimming in spirals to the right. One-hundred-two of the 164 species swim in spirals to the left and 62 in spirals to the right. Although the apparent number of species spiraling to the left has decreased, this decrease is so small that the preponderance of left spiraling over right spiraling is taken as characteristic for all species. Left spiraling is more characteristic, and probably a more fundamental direction of movement in the ciliates, therefore, than is right spiraling. And as new species are discovered, the majority will probably be found to swim in spirals to the left.

Spiral Swimming in the Genera.

It has been stated above that 51 genera were studied in the first group, 22 in the second, and 16 in the third, but when these were combined, it was discovered that only 68 different genera had actually been studied. The other 21 were repetitions, the same genera but represented by different species, studied at another time, and arranged in a different group. It was also discovered, when these groups were combined, that some genera were represented in one group by a species swimming in spirals to the right, and in the other by a species swimming in spirals to the left. Thus the genera including both species increased in number, while the

Table 3. Comparison of Genera with Direction of Rotation.

Order	Rotating Left	Rotating Right	Genera with both species	No. sp. studied Rotating	
				Left	Right
Holotricha					
	Prorodon			3	
	Nassula			5	
	Coleps			2	
	Tillina			1	
	Loxophyllum			4	
	Ophryoglena			2	
	Colpidium			1	
	Uronema			1	
	Lembus			1	
	Gen. ?			1	
		Enchelys			1
		Choenia			1
		Trachelius			1
		Amphileptus			2
		Lembadion			1
		Plagiopyla			1
		Pleuronema			2
		Cyclidium			2
		Opalina			1
		Gen. ?			1
			Paramaecium	4	1
			Holophrya	1	1
			Colpoda	2	1
			Trachelocerca	1	3
			Lacrymaria	2	3
			Frontonia	2	2
			Spathidium	2	1
Heterotricha					
	Bursaria			2	
	Metopides			1	
	Spirostomum			3	
	Condylostoma			4	
	Apgaria			1	
	Stentor			3	
		Gen. ?			1
			Metopus	2	1

Table 4. Comparison of Genera with Direction of Rotation

Order	Rotating Left	Rotating Right	Genera with both species	No. sp. studied Rotating Left	Right
Peritricha					
	Halteria			1	
	Strombidium			6	
	Mesodinium			2	
	Caenomorpha			1	
	Dinophrys			1	
		Urocentrum			1
		Carchesium			1
		Epistylis			11
		Cothurnia			1
			Didinium	1	1
			Vorticella	1	12
			Zoothamnium	1	3
Hypotricha					
	Lionotus			8	
	Chlamydodon			3	
	Chilodon			1	
	Loxodes			1	
	Peritromus			1	
	Kerona			1	
	Urostyla			1	
	Amphisia			1	
	Plagiotricha			1	
	Stichochaeta			1	
	Uroleptus			3	
	Stylonychia			3	
	Microthorax			1	
	Styloplotes			1	
		Dysteria			1
		Aspidisca			2
		Glaucoma			2
		Uronychia			1
		Euplotes			4
			Holosticha	1	1
			Oxytricha	9	2

percentage in which there was an apparent relation between classification and direction of spiral decreased proportionally. Those genera containing both species increased from 4 to 13 while the percentage of taxonomically related species decreased from 95 % to approximately 81 %. And of the 55 genera representing this 81 %, 35 swam in spirals to the left and 20 swam in spirals to the right — a proportion of approximately 1,8 lefts to 1 right.

It is interesting to note, in this connection however, that these 13 genera which contain both species may be divided into three groups; one made up of 5 genera in which a majority of the species spiral to the left, the second with 4 genera in which a majority of the species spiral to the right, and the third composed of 4 genera in which the species are equally divided between right and left spiraling.

Table 4. Genera containing both right and left spiraling species.

Group I. Genera containing a preponderance of left spiraling species.

Name	Number of species	
	L	R
Paramaecium	4	1
Spathidium	2	1
Colpoda	2	1
Metopus	2	1
Oxytricha	9	1
Total species	19	5

Group II. Genera with preponderance of right spiraling species.

Name	L	R
Trachelocerca	1	3
Lacrymaria	2	3
Vorticella	1	12
Zoothamnium	1	3
Total species	5	21

Group III. Genera in which the species are divided equally into left and right spiraling.

Name	L	R
Holophrya	1	1
Frontonia	2	2
Didinium	1	1
Holosticha	1	1
Total species	5	5

Althoug these 13 genera can not be separated absolutely into genera spiraling to the left and other genera spiraling to the right, eight of these do have a preponderance of either right or left spiraling species, and only the other 4 genera have an equal

division of species into left spiraling and right spiraling. Of these four, only one, *Frontonia*, has more than one species to the left and one species to the right. In group I, no genus contains more than one right spiraling species. All the other species are left spiraling. In the genus *Paramaecium*, this right spiraling species is *P. calkinsi* WOODRUFF. In *Colpoda* the right spiraling species is unidentified and is given as *C.* sp. no. *1*, but the classification is believed correct. In *Spathidium*, the right spiraling species is *S. spathula* and appears correctly classified. The right spiraling species of *Metopus* is a new species and is listed as *M.* sp. no. *1*, but it is also believed correctly classified. In the *Oxytricha*, however, the right spiraling species is a new species of marine *Oxytrichidae* and was believed to belong to the genus *Oxytricha*, but there is a possibility of its being a new genus.

In group II, only one genus contains more than one left spiraling species. In the genus *Trachelocerca*, the left spiraling species is *T. tenuicollis* Quenn., and its classification appears correct. In *Lacrymaria* the species *cohnii* S. K., and a new species, given here as *L.* sp. no. 1, spiral to the left, and of these two, *L. cohnii* S. K. already mentioned, appears incorrectly classified. The left spiraling *Vorticella* is a new one listed as *V.* sp. no. 3, but its classification appears correct. The left spiraling *Zoothamnium* is *Z. marinum* MERESCHK., and the direction given is that of the colony while swimming with the pedicle in front. Since the individual zooids may face either backward or forward, back toward the pedicle or away from it toward the front, and since the direction of movement is determined by the direction in which the majority of these zooids face, movement in either direction, — toward or away from, the pedicle, is considered as forward movement and the direction of the spiral determined accordingly. Most of these colonial forms, however, especially where the colonies are very large, swim with the compound pedicle in front, and this condition has not been found to vary from one to the other within any one species. All species in group III, appear to be correctly classified.

Spiral Swimming in the Families.

The total number of families represented in the 164 species increased also but very slightly over the number represented in the first 88 species. Only 2 additional families have been studied since that time, making a total of 24. The other families listed by number in the three groups, are only repetitions by different species,

Table 5. Comparison of Families with their Direction of Rotation.

Order	Families Rotating to Left	Families Rotating to Right	Families with both species	No. spec. studied Rotating Left	No. spec. studied Rotating Right
Holotricha					
	Colepidae			2	
	Lembidae			1	
	Fam.?			1	
		Opalinidae			1
		Fam.?			1
			Paramaeciidae	4	1
			Prorodontidae	9	1
			Enchelyidae	3	2
			Trachelocercidae	3	7
			Tracheliidae	4	3
			Ophryoglenidae	7	5
			Pleuronemidae	1	4
Heterotricha					
	Stentoridae			3	
			Bursariidae	5	1
			Spirostomidae	8	1
Peritricha					
			Halteriidae	10	1
			Gyrocoridae	2	1
			Vorticellidae	2	20
Hypotricha					
	Lionotidae			8	
	Chlamydodontidae			5	
	Peritromidae			1	
		Dysteriidae			1
			Oxytrichidae	21	3
			Euplotidae	2	9

as in the genera. The spiral in only 10 of these 24 families may be said to bear a definite relation to taxonomy, and of these 10, only 4 contain more than one species each, — *Colepidae* 2 species, *Stentoridae* 3 species, *Chlamydodontidae* 5 species, and *Lionotidae* 8 species. Each of these 4 families spirals to the left. The 14 families containing both species are made up of three classes of genera, left spiraling, right spiraling, and genera with both kinds of species, — 26 genera with 52 species spiraling to the left, 17 genera with 26 species spiraling to the right, and 12 genera with 22 left spiraling and 31 right spiraling species. Although the direction of spiral swimming in these 14 families is apparently unrelated to the taxonomy of the organism, 9 of the 14 families, *Parameciidae*, *Prorodontidae*, *Pleuronemidae*, *Bursariidae*, *Spirostomidae*, *Halteriidae*, *Vorticellidae*, *Oxytrichidae*, and *Euplotidae*, do, however, contain each four or more times as many species spiraling in one direction as in the other. That is, each of these 9 families is either strongly right spiraling or strongly left spiraling, — 6 containing 4 or more times as many left spiraling species as right spiraling species, and the other 3 containing 4 or more times as many right spiraling as left spiraling species.

Direction of the spiral path in free swimming, therefore, is of undoubted generic value and probably of sub-family value, and must be taken into consideration hereafter in any revision of the classification of these animals. Thus a left spiraling individual belongs absolutely to a left spiraling species, and in approximately 81 % of the cases this species itself will belong to a left spiraling genus. It would appear from this that the line of division separating the individuals into the various taxonomic groups, corresponds closely with the line of division into right spiraling and left spiraling groups.

Relation of Oral Groove to Direction of Spiral.

Many ciliates have a deep and prominent oral groove extending from the anterior extremity, diagonally across the body of the organism to its mouth, e. g. *Paramaecium*, and *Lembadion*. Jennings (1901, p. 371) gave the oblique position of this groove or peristome as one of the mechanical causes of revolution on the axis of progression. In 1902 (p. 233) however, in experimenting with pieces of infusoria, he decided that the oral groove had nothing to do with causing revolution, since pieces of ciliates without a groove revolved

equally well. But, nevertheless, in 1906 (p. 45) he still held the idea that the oral groove had some influence upon the direction of spiraling. He believed that the oral cilia, probably by beating more effectively than the body cilia, caused the organism to swerve, and this swerving combined with rotation and forward movement, produced a spiral path. Schaeffer (1920 p. 133) thought there were numerous animals in which a correspondence existed between the axis of the structure and the spiral path of the organism, having in mind the curved form of the body of certain ciliates and the oral groove of Paramaecia. In view of this fact, and since a great many of the 164 ciliates listed in this paper have a prominent oral groove, a comparison was made of the direction of this groove with the direction of the spiral in order to determine, if possible, just what effect the groove did have in determining the direction of the spiral.

One would ordinarily suppose, according to the laws of mechanics, that an animal would spiral in the same direction as that of a groove running obliquely across its body. If this groove extended from left to right, we would expect the animal to swim in spirals from left to right. This would appear to be the direction which would offer least resistance to the forward progress of the organism. That this is true, can be demonstrated with a Paramaecium modeled out of some light material such as paraffin, being careful to have the groove correctly placed and the animal properly balanced. If a thread is now attached to the center of the anterior end of this model and pulled rapidly through the water, it will rotate in the direction of the oral groove. The same thing can be shown with a Paramaecium modeled out of corn pith, a needle carefully run trough the center as an axis, and the points of the needle placed in sockets which leave it free to rotate easily. If now one blows directly down this groove from the anterior end of the animal, the model will spin around in the direction of the groove as before. The force of the air against the groove compels rotation in this direction. This would seem to be an exact duplicate of that which should occur in a free swimming Paramaecium. It should make no difference whether the water is forced through the groove of the Paramaecium or whether the Paramaecium forces itself through the water. The results should be the same in either case.

Sixty-seven of the 164 species of ciliates studied in this paper were found to have a distinct oral groove, e. g., *Paramaecium Lembadion, Euplotes, Spirostomum, Condylostoma*, etc. The direction

of this groove is the same for all these sixty-seven species. It, extends in every case diagonally across the animals body from left to right. By the terms from left to right we mean, e. g., in a *Paramaecium*, beginning at the mouth near the center of the left ventral side of the body of the organism, and extending diagonally across the body to the right, near the anterior extremity, having in mind the ventral side of the animal and the left and right of the observer. (Fig. 3.)

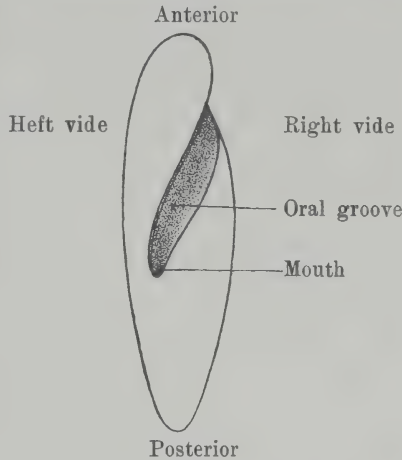


Fig. 3. Oral groove of *Paramaecium*.

We would expect, according to the reactions of the models, that the direction of the spiral in all 67 of these ciliates would be from left to the right, but this is not the case. Forty-eight swim in spirals in the opposite direction. Only 19 species swim in spirals in the direction of the groove. More than two out of every three ciliates with an oral groove, therefore, swim in spirals in a direction directly contrary to that considered as requiring least effort. But on the other hand those species without an oral groove divide about equally into left spiraling and right spiraling, — 54 swimming in spirals to the left and 43 in spirals to the right. This increased tendency to spiral to the left in those species having an oral groove, would appear to support Jennings, (1906 p. 45) idea that the cilia in the oral groove beat more effectively than those elsewhere, thus causing the body to swerve or revolve in a direction opposite to that of the groove. This might be taken as a satisfactory explanation of a left-hand spiral, but it cannot explain either the cause or direction of a spiral to the right. Neither can it account in any way for the cause or direction of a spiral in those 97 species which have no groove. This explanation would mean simply that those ciliates without a groove could not swim in spirals. But since all ciliates do swim in spirals regardless of whether a groove is present or absent, this explanation is not sufficient. Any explanation, to be satisfactory must account for both right and left spiraling in both classes of ciliates, — those without a groove as well as those with a groove.

Moreover, if the stronger beating of the oral cilia caused the organism to swerve away from the groove instead of with it, we would expect to find the greatest swerving and consequently the widest spiral, in those ciliates having the strongest and most prominent oral cilia. But we find instead, that those ciliates having the most prominent oral groove, in which we would expect to find the strongest oral groove cilia, swim in the narrowest spirals. *Paramaecium*, and *Euplotes* are examples of ciliates with a prominent oral groove swimming in this manner. *Paramaecium* has probably the most prominent oral groove of any of the ciliates, and it apparently swims in the narrowest spirals. *Euplotes*, also with strong oral cilia swims in narrow spirals and at the same time this spiral is in the direction of the groove. We find the widest spirals in those ciliates without an oral groove. *Urocentrum* and *Didinium* with apparently no oral cilia swim in extremely wide spirals. The oral groove, therefore, appears to have no influence whatever upon either the cause or the direction of a spiral.

Jennings (1906, p. 45), on the other hand, believed that the body cilia themselves were partly responsible for the swerving in these organisms. He believed swerving due to "a peculiarity in the stroke of the body cilia, by which on the whole they strike more strongly toward the oral groove than away from it, thus driving the body in the opposite direction". He thought the body cilia to the left of the oral groove, which strike normally toward the left, or away from the groove, changed direction of contraction so as to strike to the right or toward the groove, the result being to oppose rotation to the left, and to increase swerving. This sort of explanation would necessitate a frequent slowing down, and probably a complete cessation of both rotation and forward movement, and a frequent change in the width of the spiral, for as Jennings, continuing, says: "The width of the spiral, or the final complete cessation of rotation on the long axis which sometimes occurs, depends upon the number and effectiveness of these cilia on the left side that beat toward the groove." But we have seen already that in normal free swimming both rotation and revolution are continuous processes unbroken by frequent stops. Moreover, we have found the width of the spiral to be fairly constant and characteristic for each species and it does not alternate from a wide toa narrow spiral at frequent intervals. We strongly doubt, therefore, that this is the method of contraction of the body cilia

which is responsible for the swerving, and consequently for the revolution in these organisms.

Jennings also in 1906 (p. 46) in speaking of the movements of the cilia in Paramaecia, says. "The same movements of the cilia which carry the animal through the water also bring it its food. The oral cilia cause a current of water to flow rapidly along the oral groove. In the water are the bacteria upon which the *Paramaecium* feeds; they are carried by this current directly to the mouth." But in these experiments no such current has been found to exist in free swimming. That there is no current down the oral groove at this time, may be shown by the action of particles along the path of the organism. These particles are found to remain immobile as the organism passes regardless of whether the particles are on the groove side of the animal or on the opposite side. Now if there was a feeding current at this time these particles would be drawn rapidly toward the animal as it approached, and would pass rapidly to the rear as it passed. But this has not been seen to occur. The feeding current is set up after free swimming ceases. The beginning of this feeding current can be distinctly seen e. g. in *Paramaecium calkinsi* Woodruff, after free swimming has ceased. Moreover, if there was a feeding current down the oral groove in free swimming, strong enough to carry bacteria and other food material to the mouth of the organism, the supposition is that the force of this current would be strong enough to influence the direction of the spiral toward that of the groove. But since 48 species of ciliates, out of 67 which have a distinct oral groove, revolve in a direction opposite to that of the groove, we are strongly inclined to doubt the presence of a feeding current in any ciliate during free swimming.

On the other hand, in connection with this study of the oral groove, a few ciliates have been observed curving the body in such a way as to form one or more segments of a spiral, and then to follow the direction of this curve in spiraling. The following ciliates have been seen to swim in this manner: *Lionotus wrzesniowskii* S. K., *Lionotus* sp. no 4, *Chlamydodon* sp. no 1, *Choenia teres* Duj. and *Trachelocerca* sp. no 1.

Relation of Size and Shape of Body to Direction of Spiral.

Ciliates of a great variety of sizes and shapes have been studied, but size and shape have not been considered as factors in spiral

swimming in the preceding part of this paper. JENNINGS (1901, p. 371) gives unsymmetrical form of body as one of the mechanical causes of revolution, but later in the same paper says: "The unsymmetrical form seems rather an adaptation to this method of swimming — a consequence of it." In 1902 (p. 233), however, he found the spiral not due to geometrical form or peculiarity of the shape of body, but rather to the direction in which the cilia strike. SCHAEFFER (1920, p. 132) in a very convincing argument states that shape of body has nothing to do with causing the spiral path.

The sizes of these 164 species of ciliates range from 34 to 1140 μ in length, and from 17 to 308 μ in width. The 102 ciliates spiraling to the left vary from 34 to 1140 μ in length and from 21 to 308 μ in width. The 62 spiraling to the right vary from 26 to 492 μ in length and from 15 to 174 μ in width. This looks as if all the larger species spiral to the left and the smaller ones to the right. But there are some small ones swimming to the left and some large ones swimming to the right so that when the sizes of each group are averaged, the length is found to be nearly the same for both groups. Those species spiraling to the left have an average length of 181 μ and those spiraling to the right have an average length of 167 μ. There is apparently a slight preponderance of left spiraling in the larger ciliates. This preponderance is shown in table 9.

Almost every imaginable body form has been included in this study and the results of a comparison of the various types are as follows:

Now if the spiral path was determined or influenced by the shape of the body, we would expect all species of a given general type of body structure to spiral in the same direction. But *Coleps* and *Stentor* are the only genera of more than one species in table 6 in which all members spiral in the same direction. Moreover, if shape of body determined direction of spiral, we would expect to find the greatest difference in this direction in those species having the most pronounced difference in body structure. The majority of each of these groups, however, except for the family *Vorticellidae*, regardless of shape of body, swim in spirals to the left. Ten out of eleven Vorticellas spiral to the right. The *Vorticellidae* and the *Halteriidae* are very much alike except for the pedicle, and they are placed here in the same general class, and we would expect the least difference in these two in the direction of spiral. We find, however, the most pro-

Table 6.

Correspondence between general shape of body and the direction of the spiral path.

Type of body	No. of species spiraling to Left	to Right
1. With prominent oral groove		
Paramaecium, Lembadion, Colpoda etc.	48	19
2. Flattened body		
Frontonia	2	2
Loxophyllum	4	1
Loxodes	1	—
Apgaria	1	—
Chilodon	1	—
Oxytricha	21	3
3. Cylindrical		
Prorodontidae	9	1
Coleps	2	—
Enchelys		1
4. Short cylindrical to spherical		
a) with pedicle		
Vorticellidae	2	20
b) without pedicle		
Halteriidae	10	1
5. Bugle-shaped		
Stentoridae	3	—

nounced difference. Ten out of eleven *Halteriidae* spiral to the left whereas ten out of eleven *Vorticellidae* spiral to the right. It is not conceivable how this difference could be caused by the pedicle alone.

On the other hand we would expect those groups having the most nearly symmetrical form of body to be on the borderline between left spiraling and right spiraling, i. e., we would expect approximately as many species spiraling to the right as to the left. The *Prorodontidae* is a good example of such a group, but instead of dividing equally into the two directions, 9 out of every 10 spiral to the left. This analysis shows again that the general shape of the body of a ciliate, has no influence upon the direction of the spiral path followed by these same organisms.

We do find, however, that where all the species of any one genus or family have a distinct, clear-cut, structural plan of organization, that a much closer correspondence exists among the species within these genera and families, in the direction of their spiral paths. The family *Halteriidae*, e. g., is composed of species having the same general structure and organisation, and all except

one out of eleven species spiral to the left. The *Vorticellidae* have the same general structural plan running throughout the species and the direction of the spiral in 20 of the 22 species is over to the right. The structure of all members of the family *Oxytrichidae* is based upon the same general plan and 19 out of 22 spiral to the left. In the *Euplotidae*, with the general form and structure of all members the same, 9 out of 11 spiral to the right. Not enough difference is seen in the shape and structure of *Oxytricha* and *Euplotes* to warrant this difference in direction of spiral. The members of the family *Lionotidae* have the same general type and all swim in spirals to the left. The bugle-shaped stentors all spiral to the left.

But let us now in contrast, examine that heterogeneous family, the *Ophryoglenidae*. This family is clearly the dumping ground for all species which fail to fit in elsewhere. There is no clear-cut structural plan but rather a mixture of plans, and the spiral in 7 species out of 11 is over to the left, while the spiral in the other 5 is over to the right.

Relation of Speed to Spiral Swimming.

Schaeffer (1920, p. 135), found that lowering the temperature of Paramaecia decreased forward movement and increased the number of spiral turns. This relation of speed to number of spirals has been found by another method, in the various types of cilliates considered in this paper. Speed of swimming and length of spiral have been determined in 29 different species, and when speed of an organism is compared with length of its spiral, we find that a definite relation exists between these two.

Increasing the speed decreases the number of spirals within a given distance, and decreasing the speed increases the number of spirals. Great speed is associated with long spirals and few spiral turns, while slow movement is associated with short spirals and many spiral turns. Those ciliates moving with greatest speed swim in open spirals, with the fewest spiral turns, while those ciliates moving with least speed swim in close spirals with many spiral turns. In general, therefore, we may say that the length of spiral varies as the speed of swimming. The greatest uniform speed observed is that of *Paramaecium caudatum* Ehrbg., swimming 2647 microns per second and moving in a spiral 1731 microns in length. The slowest swimming ciliate observed was *Kerona polyporum* Ehrbg.,

having a speed of 488 microns and a spiral of only 222 microns. There is in fact a gradual increase in length of spiral, from the slowest moving ciliate to the swiftest ciliate. This is shown in the following table.

Table 7.

Relation between speed of swimming and length of spiral turns.

Name	Speed in microns	Length of spiral in microns
Slow moving		
Kerona polyporum Ehrbg.	488	222
Euplotes charon O. F. Müll.	1050	282
Trachelocerca tenuicollis Quenn.	1111	303
Urocentrum turbo O. F. Müll.	700	333
Swiftly moving		
Frontonia sp. no. 1	1634	1000
Stentor coeruleus Ehrbg.	1500	1140
Nassula ambigua Stein	2004	1185
Paramaecium aurelia O. F. Müll.	2000	1500
Paramaecium caudatum Ehrbg.	2647	1731

In addition to this relation between speed and length of spiral, there is an apparent relation also between left-hand spiraling and great speed. All the rapidly moving ciliates listed above swim in spirals to the left and of the slower ones, half swim in spirals to the right and half in spirals to the left. The speed of the left spiraling ciliates ranges from 285 microns per second to 2647 microns per second, while speed for right spiraling ciliates ranges from 526 microns to 1250 microns per second. Distance traveled in one complete spiral measured in body lengths, varies from 1.27 body lengths to 7 body lengths for left spiraling species and from 1 to 5.25 body lengths for right spiraling species. Measured in microns the length of spiral varies from 222 microns to 1731 microns for left spiraling species and from 282 microns to 840 microns for right spiraling species.

Although there is a relation therefore, between left-hand spiraling and speed of swimming, speed being apparently linked up in some way with this direction, this relation cannot be said to be absolute since several slow moving ciliates swim in spirals to the left and some rapidly moving ones spiral to the right. These swiftest ciliates will also, in general, be found to be the largest

ciliates, and since we have already found that the largest ciliates swim usually in spirals to the left, it would appear that speed, large size, and left spiraling are all three linked up together in some way. Large size, therefore, is a more perfect expression of evolutionary tendency in the ciliates than small size, and great speed is the most perfect expression of locomotion in the ciliates. See tables 8, 9, and 10.

The conclusions, however, are based on a relatively small number of species. Speed should be determined for a much larger number of species. It was not determined in more species in this paper for several reasons. The determination of speed of an organism was made with a stop watch while the animal was swimming freely and entirely across a field of a given diameter. In many cases this was overlooked at the time the other information was collected and when a later attempt was made the reactions of the organism were not satisfactory. In some cases the stop watch was out of order, in other cases it was impossible to induce sufficient free swimming to make satisfactory tests.

Relation of Salt Water Habitat to Spiral Swimming.

At the beginning of this work there appeared to be a difference in the direction of the spiral of fresh water ciliates as compared with that of salt water ciliates. In a few instances where genera e. g. *Trachelocerca*, *Oxytricha*, and *Euplotes* could not be classified as either right or left, the difficulty was due in each case to a single species rotating in the opposite direction, and these species were from salt water. In order to find out what influence, if any, the culture medium itself had upon the direction of spiral, comparisons were made of the spiral paths of fresh water ciliates with those of salt water ciliates. There are 92 fresh water ciliates and 72 salt water ciliates in the entire list of 164 species. Fifty-three of these 92 from fresh water, or 57 %, spiral to the left, while 49 of the 72 from salt water or 69 % spiral to the left. According to these figures 2 out of every 3 salt water ciliates swim in left-hand spirals while the fresh water ciliates divide about equally between the two directions. If the salt water itself, however, had any direct influence in determining the direction of the spiral, we would expect some fresh water species transferred to it, if such transfer could be made, to change direction from the right over to the left. Several ciliates have been reported found in both fresh water and salt water, but

attempts to transfer them from one to the other have not been successful in most cases. In the few ciliates which it has been possible to transfer from fresh water to salt water without injury to the organism, however, the spiral has remained constant. *Frontonia leucas* EHRBG. was transferred into as high as 25 % sea water without changing the direction of spiral. *Euplotes patella* EHRBG. was transferred gradually from fresh water to pure sea water but the spiral remained the same. Another Hypotrichan unidentified, was transferred back and forth from fresh water to sea water with no change in spiral. *Euplotes charon* O. F. MÜLL. has been found in both sea water and fresh water, and seems to live equally well in either. Now if either sea water or fresh water in itself, had a tendency to influence direction of spiral, we would not be surprised to find this species of Euplotes spiraling to the left in sea water and to the right in fresh water. But this does not occur. The direction of the spiral is the same in both. It does not change when the organism is transferred from one to the other. The culture medium itself, therefore, has no direct influence upon the direction of the spiral path of the ciliates. But since left spiraling, as we have already seen, is a more characteristic direction of movement in these organisms, we may say, based upon this fact, that left spiraling is a more perfect expression of movement in the ciliates than is right spiraling. The larger proportion of left spiraling in sea water as compared with fresh water, may indicate that the ciliates probably originated in sea water. Or, assuming that left spiraling and right spiraling are evolved equally often in phylogeny, sea water forms which are largely left spiraling are better coordinated than the fresh water forms where right spiraling species still exist in greater numbers.

Relation of Temperature to Spiral Swimming in Paramaecia.

JENNINGS (1901 p. 370), in attempting to find a solution to the question of how an unnsymmetrical organism without eyes or sense organs to guide it by the position of objects at a distance, was able to maintain a definite course through the trackless water where it might vary from the path to the right, left, up, or down, or in any intermediate direction, says: "One of these organisms, as, for example, *Loxodes* or *Paramaecium*, when it leaves the bottom and starts to swim freely through the water, cannot go in a straight line but owing to its lack of symmetry continually swerves toward

one side, so that it tends to describe a circle. To obviate this difficulty, revolution on the long axis is combined with forward movement of the organism." He believed rotation (he uses the word revolution), on the long axis was a device found generally among smaller water organisms for enabling an unsymmetrical animal to follow a straight course. He thought rotation, by turning the body in successive directions caused an exact compensation of the swerving from the course in any given direction, by an equal swerving in the opposite direction. In 1906, p. 44, Jennings stated that this swerving — this continual turning of the anterior end away from the oral side — was due to the more effective beating of the oral cilia rather than to unsymmetrical form. In the same paper (p. 46), he stated that the device of rotation on the axis was "marvelously effective, since it compensated with absolute precision for any tendency or combination of tendencies, to deviate from a straight course in any direction whatsoever".

Now if this rotation compensated, as Jennings says, with absolute precision for any tendency to deviate from a straight course, we would expect a *Paramaecium*, or any other ciliate for that matter, in normal free swimming, to proceed through clear water in a straight course with no marked deviation whatsoever to the right, left, up, or down, neither in gentle curves nor in abrupt changes of direction. The organism would be compelled to move in straight paths in all free swimming. Rotation would permit no other kind of paths. And under such conditions it would be nesessary for free swimming to cease before a change of direction could be effected. But do these organisms swim in this manner? Is it a fact that they swim in straight paths only? Or are not these straight paths broken into by gentle curves and abrupt turns?

Now taking up the question of the effect of rotation upon these paths, would rotation itself produce straight paths and prevent swimming in circles? Let us now recall, in this connection, that there is only one rotation of the body on its axis to each revolution of the body in its orbit; that both rotation and revolution move together and at the same rate, thus causing the same side of the body to be constantly to the same side of the spiral, i. e., either to the outside or to the inside. Now the side of the body toward which an animal swerves is constantly to the outside of the spiral, since it is this swerving which produces the spiral. This swerve may be likened to a "pull" on the outside of the body, and would continue as long as free swimming continued, since the cilia causing

it would undoubtedly continue to beat. According to JENNINGS explanation, however, this swerve would continue in any one path only until a certain width of spiral was reached and then it would cease. After that this width would be maintained without any additional swerving.

But in the ciliates this pull is not a discontinuous process. It is continuous, and would tend constantly to pull the anterior end of the organism away from the center of the spiral. The width of the spiral therefore, would increase with each spiral turn. The fact that the organism is swimming in a forward direction at the samc time would not alter the situation. JENNINGS (1906, p. 44) compared this swerve to the action of a boat pulled stronger on one side than on the other, which as a result, would move in circles. But, however, if the stronger pull of the boat be switched to the other side, the boat would move back in the opposite direction. Now if this stronger pull should be switched from side to side at regular intervals, the path of the boat would be a series of alternating curves to the right and left, somewhat like that shown in Fig. 4. In this manner the boat would move forward in

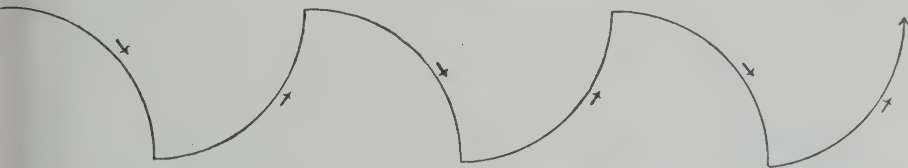


Fig. 4. Path of a heat pulled lardo ou sur vide, and this stronger pull alternated from side to vide.

a path along a relatively straight general axis. Now JENNINGS believed rotation had the same effect upon the path of a ciliate as the change of stroke has upon the path of a boat, except that a ciliate is a ble to move in three dimensional space and rotate on the body axis, while the boat can move only in a horizontal plane.

But this swerve in the ciliates does not change as the change of stroke in the pull of a boat. The swerve does not alternate from the outside of the spiral to the inside. It is always to the outside and could be represented by a boat only if it were possible for this boat to move in three dimensional space. Supposing this were possible and this boat should be pulled stronger on one side than on the other; if this pull were continued on this same side, we would have exactly the same situation as in the ciliates. The boat would move forward under such conditions, in a spiral of a

constantly increasing width. So it is in the ciliates. They would swim in a spiral which would become wider and wider as the anterior end of the organism pointed more and more away from the direction of forward progression. Very soon the body of the organism would point out at an angle of 90 degrees from the original direction and the animal would then move out in wide circles. See Fig. 5. Rotation could not compensate, therefore, in the ciliates for the tendency to swim in circles. They would swim in circles in spite of rotation.

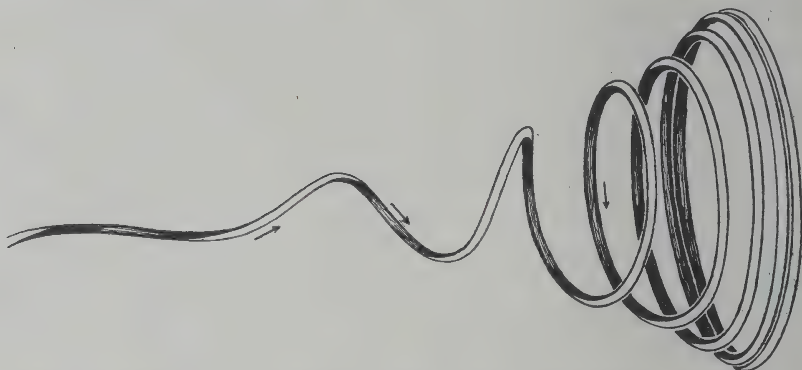


Fig. 5. Representation of the path of a *Paramaecium* having a stronger contraction of the oral cilia.

Moreover, some ciliates swim with the oral cilia constantly maintained to the outside of the spiral, as we have already seen, e. g., *Amphileptus*, *Lembadion*, *Chlamydodon*. Now if, as Jennings believed, the oral cilia caused the swerve in these organisms, these particular species, at least, would swerve in a direction away from the side on which the groove is located, which would be in toward the center of the spiral. But they do not swerve in toward the center but out from the center and toward the oral cilia instead of away from them. It is difficult to believe these oral cilia would cause some ciliates to swerve toward the oral groove and others to swerve away from it.

Furthermore, since many ciliates which possess no oral groove and no distinctive oral cilia swim nevertheless in spirals, swerving out away from the center, e. g., *Prorodon*, similar to the swerving of those ciliates with a groove, the cause of spiral movement is not generally related to the possession or absence of either oral cilia or oral groove.

It is therefore, gratuitous to assume in *Paramaecium*, or any

other ciliate that the oral cilia are in any way connected with causing a spiral without actual and definite proof. As they stand, the facts derived from the study of a large number of ciliates speaks against such a conclusion.

It must be assumed, therefore, that ciliates spiral in spite of the absence of oral cilia. Jennings (1902) found by operative procedure that pieces of ciliates of any shape or size, dissected from either the anterior part of the body with part of the oral groove, or from the posterior part of the body where there was no groove, continued so swin in spirals similar to the original organism regardless of the presence or absence of a groove. The groove had no part in determining the spiral path. Moreover, one can often see a dividing *Paramaecium* or a pair of conjugating Paramaecia, and in every case they swim in spirals in the same manner and in the same direction as the normal organism.

What then is the cause of the spiral? No definite answer can yet be given. Spiraling in ciliates is too uniform a phenomenon to be caused by a variety of heterogenous morphologies, differentiation of body or motile organs. It is altogether improbable that spiraling is due now to a stronger beat of the oral cilia, now to a weaker beat of oral cilia, now to assymetrical body, etc. When it is seen that species occur in symmetrical ciliates devoid of oral cilia, it is probable that so important a phenomenon as spiraling has the same fundamental cause in all cases.

Schaeffer (1920) found that he could reduce the length of stretches of straight lines in the paths of Paramaecia by lowering the temperature. The organism then swam in short broken poths. He also found that man, when blindfolded, walked and swam always in large circles.

The question, therefore, arose whether after all, Paramaecia, and the other infusoria, did actually swim in straight paths only, in all free swimming, as Jennings (1906, p. 46) thought, due to rotation on the body axis, or whether they did not also move in large circles outside of and in addition to the spiral caused by rotation on the axis and revolution in the orbit, somewhat similar to the circles in which animals limited to two-dimensional space moved. In an attempt to find an answer to this question a study was made of a large number of paths of Paramaecia at various temperatures in a large dish.

Table 8.

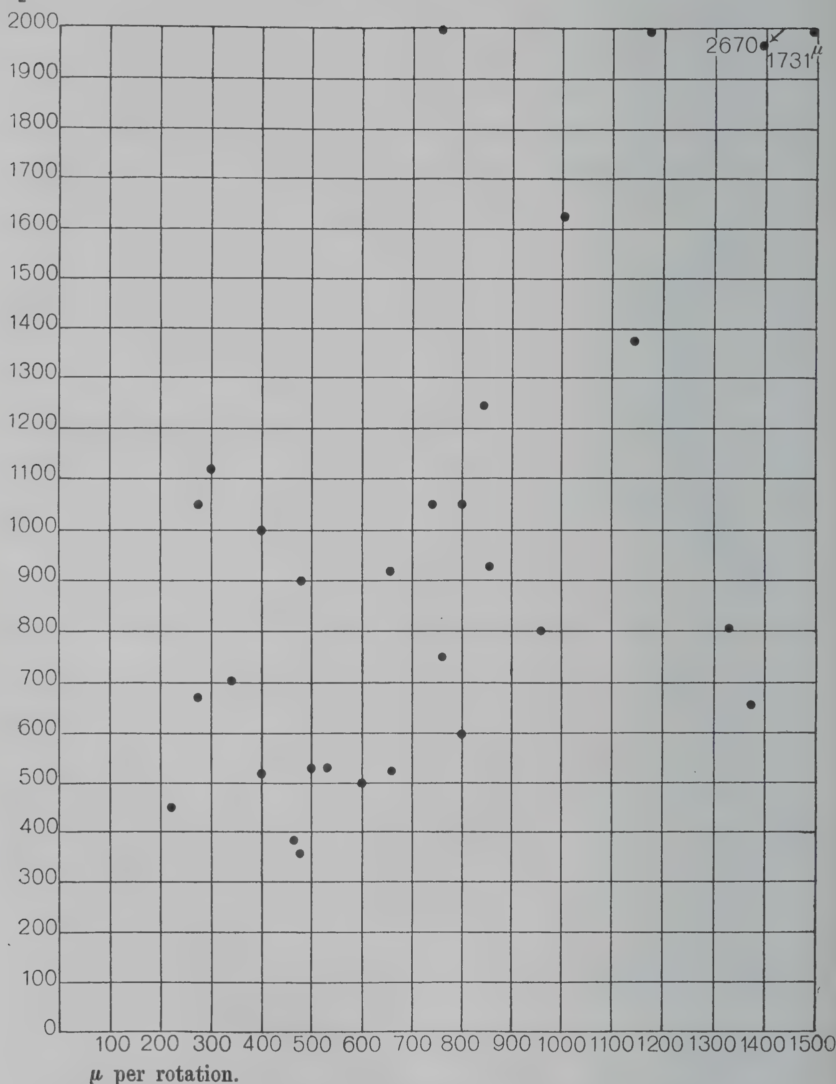


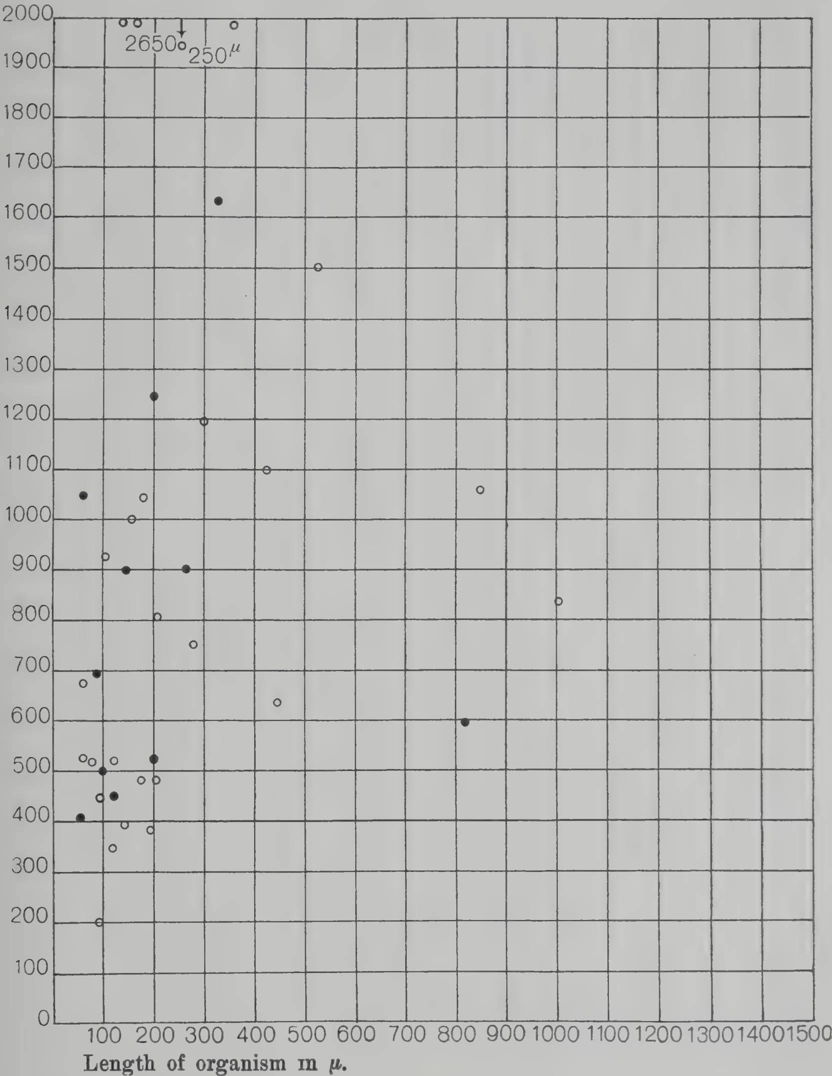
Table 8. Correlation between great speed and length of spiral turns.

Materials and methods.

A special dish constructed of a sheet of plate glass, 2 feet by 3 feet, onto the sides and ends of which strips of glass about 4 inches high were sealed with a preparation of resin, was made up

Table 9.

Speed in
μ par sec.



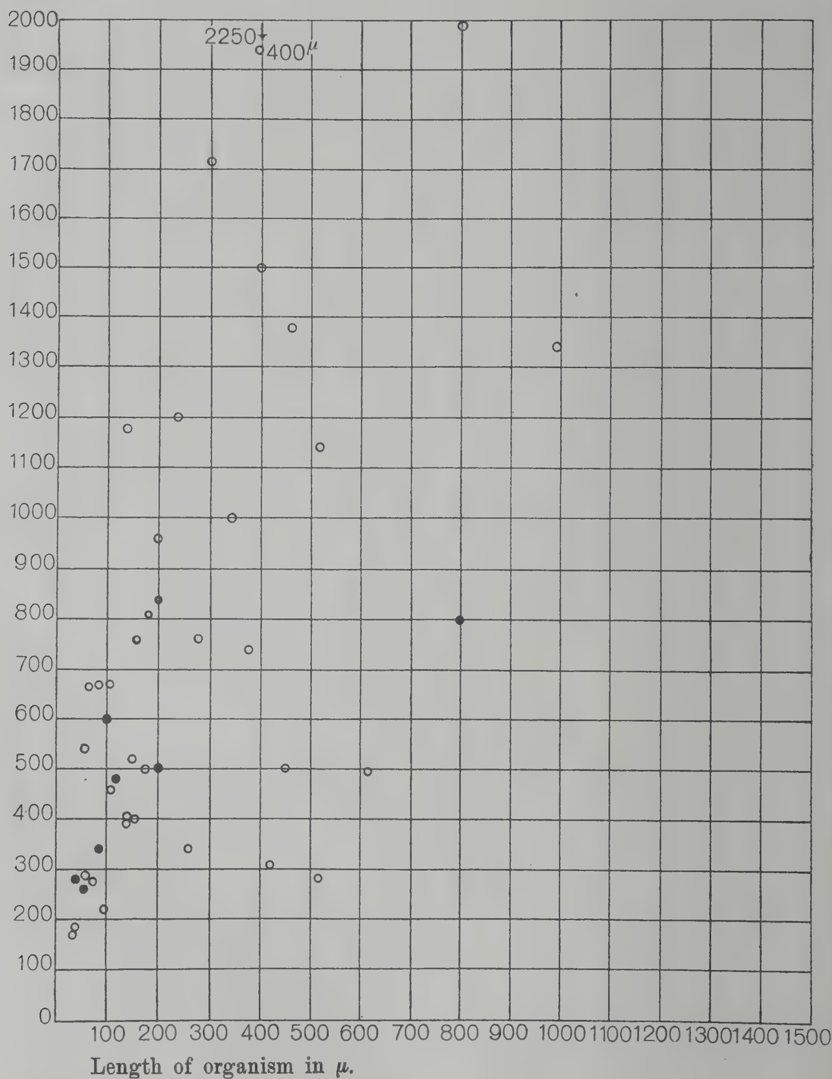
○ = Left spiraling.
● = Right spiraling.

Table 9. Correlation between great spred and large size, gread speed and left spiraling, and large size and left spiraling.

for this work but a large petri dish 15,5 inches in diameter by 4,5 inches deep was later found to give satisfactory results and

Table 10.

μ per
rotation.



○ = Heft spiraling.

● = Right spiraling.

Table 10. Correlation between length of spiral, size of body, direction of spiral, and speed of swimming.

was much easier to handle. The bottom of the dish was covered with carbon paper in order to make the Paramaecia more easily

seen. An ordinary sixty watt electric light bulb was aranged on the side of the dish opposite to that of the observer in such a way as to throw horizontal beams of light through the culture medium. The dish was then filled with distilled water into which some boiled hay infusion was dialyzed. This dialyzing was done in order to keep the infusion free from all particles of hay and dirt and at the same time have a solution as nearly normal as possible. The culture medium was later found to be just as satisfactory when filtered through ordinary filter paper. The Paramaecia were discharged from a small pipette into this solution and their paths traced with a pantograph, the paths being followed with the naked eye looking through a small glass tube inserted in the end of one arm of the pantograph, while the path, reduced one half, was traced by a pencil inserted in the end of the opposite arm of the pantograph.

Tests were made at various degrees of temperature from 11° C to 40° C. One hundred and fifteen separate paths of varying lengths were traced. These had a total length of more than 36 meters, of which 14,9 m. were stretches of straight lines.

11° C. At 11° C the Paramaecia moved rapidly in short broken lines, darting here and there and crossing their paths several times. In no case did they get far away from the starting point but were usually lost in a short time near the side of the dish or on the bottom, thus ending the experiment. Seven paths were traced at this temperature having a total length of 124 centimeters, the longest single path measuring 35 centimeters, being very irregular, and containing 9 loops. The longest single stretch of straight line at this temperature measured 7,5 cm. Twenty-two distinct changes of direction were made in this path, 9 to the right and 13 to the left. By change of direction is meant a deviation from a straight line, or a deviation from the projection of the original direction, by at least 22,5 degress and continued for at least twenty body lengths. The 22,5 degress is an arbitrary selection made because this angle is easy to use, since it is half of 45 degress and exactly divisible into 360 degrees. Another angle either smaller or larger might have been used with probably as satisfactory results.

If a *Paramaecium*, therefore, deviated from its original direction by as much as 22,5 degrees, the two paths, — before and after the change should certainly not be considered as one straight line. The only place where such a path might be considered a straight line is a deviation which is not continued for a sufficient distance.

Twenty body lengths, equal to about 4 spiral turns, was selected as a distance entirely sufficient for this purpose. If, therefore, an organism deviated from the original direction by as much as 22,5 degrees, and continued this course for approximately twenty times its own body length, this was considered a change of direction. The Paramaecia show no tendency at this temperature to swim in circles, but there is a marked tendency to frequently change direction of swimming.

Table 11.

Effect of temperature upon the spiral path of Paramaecia.

	11° C	20° C	Room temp.	22° C	25° C	29° C	Total
Number of paths	7	10	47	23	21	7	115
Total length of paths, in cm	124	247	1060	802	1130	251	36 m
Average length of paths	17,5	24,7	22,5	35,5	54,5	33	
Longest single path	35	46	51	63	183	78	
Longest single distance in a relatively straight line in one path	3	25	31	25	20	28,5	
Total distance in straight lines	3	165	640	333	312	35	1493 cm

		LT	RT	LT	RT	LT	RT	LT	RT	LT	RT	LT	RT	LT	RT
Number and direction of turns	Near surface	24	14	9	4	20	24	48	71	83	85	—	—	186	198
	Midway	8	1	0	4	26	23	8	8	—	—	18	10	46	660
	On bottom	3	7	2	3	21	33	10	13	18	65	30	29	84	150
		35	22	11	11	67	80	66	92	101	150	46	39	330	394

LT = left turn. RT = right turn.

The above figures do not take into consideration the up and down deviations from the straight line, since the general direction of movement from the point of view of the observer, remained the same. Supposing now that these up and down turns were as frequent as those to the left and right, the number of turns would be greater in all cases by from, say, 25 % to probably as much as 50 %.

20° C. At 20° C the Paramaecia moved freely, swimming in long straight lines. All the paths are characterized by the almost

complete absence of curves and sharp turns. Ten paths were traced at this temperature having a total length of 247 cm of which 158 cm are stretches of straight lines, each one of which measured at least 2,5 cm in length, since none were considered under this length. The longest single straight line measured 25 cm out of a total length for the path of 44 cm. Here again we find no tendency to swim in large circles and only a negligible tendency to swerve to the one direction rather than to the other. There is a greater tendency to swim in straight lines.

Room temp. At room temperature, by which is meant a temperature ranging from about 20 to 25 degrees centigrade, no temperature readings being taken, we find more turns and loops than at 20° C. There is also a tendency to shorter paths at this temperature. Forty-seven paths were traced, having 13 loops, 147 turns, — 80 to the right and 67 to the left, and a total length of 1060 cm. Of this 1060 cm 640 cm were stretches of straight lines, the longest single straight line measuring 31 cm or approximately 1000 times the length of the body of the organism or 200 spiral turns. It is very noticeable, that increasing the temperature from 11° C. to room temperature has been accompanied by an increase in the length of the stretches of straight lines. At 11° C we found one straight line measuring 7,5 cm, one measuring 25 cm at 20° C, and one of 31 cm at room temperature. This is the longest single straight line in the whole set of experiments, the length gradually decreasing as the temperature is increased above that of the ordinary room.

22° C. At 22° C the Paramaecia swam in longer paths, — the average being 35,2 cm as compared with 22,5 cm at room temperature and 25,5 cm at 20° C. Twenty-three paths were traced at this temperature with a total length of 802 cm of which 333 cm are stretches of straight lines. The longest single straight line measured 25 cm. There are no indications of swimming in large circles at this temperature although 14 loops were described in these 23 paths. There were however, 156 distinct changes of direction, — 92 to the right and 66 to the left.

25° C. Twenty-one paths were traced at 25° C temperature, having a total length of 1130 cm and an average length of 54,5 cm. This is the longest average length of path in the whole group of experiments. The longest single path in this test, and also in the whole group, including both curves and stretches of straight lines, measured 183 cm. This path extended almost twice acress the dish,

with four main changes of direction. Seventy-nine centimeters of this path were stretches of straight lines, the longest single one measuring 20 cm, which was also the longest single straight line at this temperature. There were 251 changes of direction at this temperature in all paths.

29° C. Only seven paths were traced at a temperature of 29° C. These had a total length of 251 cm and the longest single path measured 78 cm and included 28,5 cm of straight lines. The Paramaecia moved more rapidly at this temperature, darting here and there, making 80 changes of direction.

40° C. No paths were traced at a temperature of 40° C, the Paramaecia darting quickly back and forth from a point near the surface to the bottom of the dish and back again, but never quite reaching the surface probably because of the higher temperature at the surface. These reactions lasted for only a very short time, the Paramecia soon settling to the bottom of the dish apparently killed by the excessive heat.

In these experiments with Paramaecia, consisting of a study of 115 separate paths, and having a total length of 36 meters, of which 14,9 meters are stretches of straight lines, we have found no tendency for Paramaecia to swim in large circles in addition to the spirals caused by rotation of the body on its axis, and revolution of the body in an orbit. But on the other hand, we have not found rotation to give "absolute compensation" for any tendency or combination of tendencies to deviate from a straight course. Rotation does not compensate with absolute precision for such deviation. Paramaecia do not swim in straight paths only, in normal free swimming. They swim in curved and broken paths as well as in straight paths, and they change from one to the other by either gentle curves or abrupt changes, to the left, right, up, or down. In these 115 paths of 36 meters, although including 14,9 meters of straight lines, there are 724 changes of direction, — 330 to the left, and 394 to the right.

Spiral movement in the suctorians.

Podophrya collini Root.

Spiral movement has been studied in only one suctorian due to the fact that the free swimming embryos of only this one species were found. Since only the ciliated embryos swim freely through

the water, direction of spiral could not be determined for the matured individuals of the other species found. The species studied was identified as *Podophrya collini* Root and has been seen at various times during the past two years in Second Creek, just north of the Tennessee University campus.

Root (1914) claims to have seen this organism spiraling both to the right and to the left, alternating from one to the other direction in approximately every 6—15 rotations. He states also that only some of the individuals swam this way. Others swam in spirals in a single direction as long as followed. He states that some of these latter swam in spirals constantly to the left and others swam in spirals constantly to the right. From 300—400 individuals of this species of suctorian were studied at Knoxville during the past several ears, being first observed Oct. 24, 1921. No note was made as to the probable number observed at this time but the direction of spiral in all cases was to the left. Some (15—25) half-grown, flat and clear embryos, and one fat, granular embryo almost grown, were studied Jan. 16, 1922, until they all attached themselves to the bottom of the watch glass, but in every individual the spiral was over to the left. More than a hundred individuals were observed Jan. 17, 1922, in apparently all stages of development, which gave the same results. Another group of at least one hundred were observed for more than an hour and in this time not one was seen to vary the direction of spiral. Root states that this change of direction which he noted occurred immediately after "butting" into another *Podophryan* or into some particle. In these experiments, however, the writer followed one individual across the watch glass six times without a change of direction of rotation occurring. On one trip across the watch glass it swam directly into another individual, was apparently stunned for an instant, then turned and shot off in a new direction with no change in direction of the spiral. Fifty to one hundred individuals were again observed Oct. 1923 and in all cases the spiral was to the left. These embryos are very flat and usually very clear, and due to this fact it is sometimes difficult to determine just what is the actual direction of spiral. One can very easily make oneself believe this spiral is to the right when it is actually to the left, just as was seen to be the case with some of the ciliates. And although Root is very positive in his statements of his observations it is nevertheless believed that he too fell under the spell of this optical illusion. These organisms must sometimes be seen swimming directly toward the observer in

order to determine what is the actual direction of spiral. It is not believed that only one strain has been found in these successive periods and that this strain differs from the one described by Root. We must conclude, therefore, that *Podophrya collini* Root does not swim in spirals in both directions, varying from one to the other, but that it swims in spirals constantly to the left.

Significance of spiral swimming.

In the examination of the various explanations given for the cause and direction of a spiral path, heretofore, we have found no explanation entirely satisfactory for either cause or direction. Jennings (1901) thought spiral swimming due probably to several factors; (1) unsymmetrical form of body, (2) oblique position of oral groove, and (3) the oblique stroke of the body cilia. We have already seen that unsymmetrical form has nothing whatever to do with either the cause or the direction of a spiral. Neither is the spiral due to, or influenced by, the oral groove. We have also already seen that Jennings' (1906, p. 44) idea that the swerving, and consequently the spiral path was due to the stronger beating of the oral cilia, explains neither the cause of a spiral nor its direction. The idea of the oblique stroke of the body cilia we shall examine later. In 1917, D'Arcy W. Thompson considered movement in the Infusoria a sort of bombardment similar to that of Brownian movement. In speaking of what he terms Brownian movement in the actions of flies darting here and there on a summer morning, he says: "Again the same phenomenon may be witnessed under the microscope in a drop of water swarming with Paramaecia." Then he quotes Przibram (1912) as stating that the range of motion of these little active organisms, whether they were gnats or Infusoria, was vastly greater than that of minute particles. Nevertheless he believed even the comparatively large Infusoria small enough for the molecular bombardment of the nucleus to be a stimulus to their irregular and interrupted movements.

If these statements were true, how could the one stretch of straight path in Paramecia recorded in this paper, measuring 31 centimeters or approximately 1000 times the animals own body length, be accounted for? Or how could this explain the great number of other stretches of straight paths having a combined

length of 14,9 meters, none of which measure less than 2,5 centimeters in length, or approximately 75 times the animal's own body length? These paths simply cannot be explained on this basis. There is absolutely no such movement in these organisms. Their movements are not, nor could they be in any way considered as caused by a sort of molecular bombardment, or Brownian movement. These organisms swim around through the culture medium, going here and there in stretches of straight lines, broken lines, and curved lines, changing from one to the other and back again to the left, right, up, or down, with no apparent effort, and apparently caused by no outside influences. These animals when in search of food, appear to move just as the higher animals do, moving here and there selecting some substances and leaving others. Certain substances "wanted" are eaten readily while others not "wanted" are rejected and left alone, SCHAEFFER (1920).

YOCOM (1918) found what he terms a motorium, or a sort of directive center connected with the moter apparatus of *Euplotes patella*, and SCHAEFFER (1920) came to the conclusion that all animals without orienting senses or equilibrating organs, moved in orderly paths due to possession of an automatic directive mechanism.

We must conclude therefore, as JENNINGS once thought (1901) that the spiral path of the Infusoria is not due to the action of any particular group or set of cilia, but it is due instead, to the oblique stroke of all the body cilia working together and striking in the same general direction. This holds for all Infusoria regardless of size, shape, classification, or mutilation of the body.

Now, since the direction of the spiral of these organisms is constant and characteristic for absolutely 100 % of the species, and for approximately 81 % of the genera, the direction of the stroke of the cilia responsible for the direction of this spiral path, must therefore, also be constant and characteristic. But JENNINGS (1906) thought there was a wide variation in the direction of contraction of the body cilia, and SCHAEFFER (1920) found that by reducing the temperature of *Paramaecium* he could decrease forward movement and correspondingly increase the number of spiral turns. In other words by decreasing the temperature he was able to actually change the direction of beat of these cilia from a direction almost directly backward to a direction approaching a perpendicular to the forward movement of the organism. But this variation is not unlimited. It has limits. In left spiraling Infusoria, the cilia can contract in only two general directions, — obliquely backward to the right,

producing forward movement, and obliquely forward to the left, producing backward movement. Either of these general directions may approach a variation of as much as 90 degrees or the fourth part of a circle, but the variation cannot exceed this amount without changing direction of the spiral (see fig. 6).

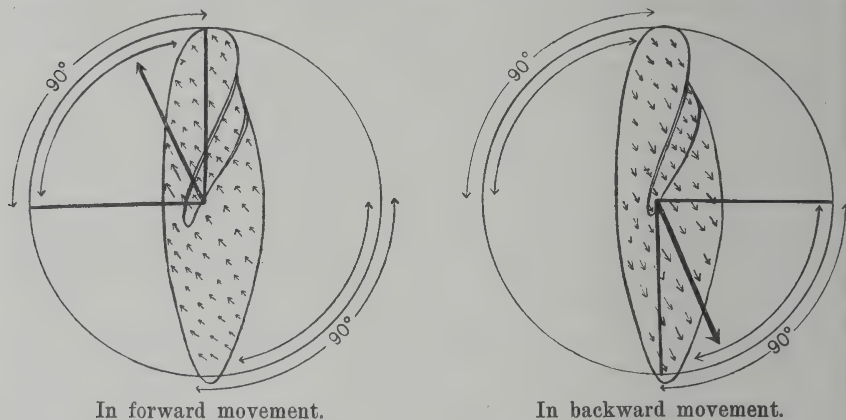


Fig. 6. Direction of contraction of body cilia in a left spiraling ciliar.

New species of ciliates.

Forty-eight species of ciliates have been found in these studies which are still unidentified and are believed to be undescribed. A few, 4—6, may be marine varieties of the regular fresh water species, but the majority are believed to be new. The entire 48 are listed in Table 1 by number only. No description, drawings or other information, other than that contained in this table, is given in this paper. Names, drawings, and descriptions, of the entire group will appear at a later date.

Summary and conclusions.

In this study of 164 ciliates and one suctorian we have arrived at the following general conclusions.

1. All ciliates swim in spiral paths while swimming freely regardless of size, shape, or classification.

2. The kind of spiral followed is characteristic for each species in normal free swimming, as to width of spiral, length of spiral turns, etc.

3. The side of the body of the organism bears a constant relation to the spiral path, rotation on the axis and revolution in the orbit moving together, at the same rate, and in the same direction, the body turning on its axis only as it turns in its orbit. This side of the body is structurally definable.

4. The direction of this spiral is constant and characteristic in all species and in approximately 81 % of the genera.

5. The direction of this spiral is more often over to the left than over to the right. Left spiraling, therefore, is a more characteristic direction and a more perfect expression of movement in the ciliates than right spiraling.

6. The direction of spiraling is closely related to the taxonomy of the organism, being of pronounced generic value, and must be taken into consideration hereafter in any revision of classification of these organisms.

7. Neither the oral groove itself, its oblique position, nor the stronger beating of the oral cilia, have any influence upon either the direction or the cause of a spiral.

8. Large size in ciliates is more closely related to left spiraling than to right spiraling, e. g., large ciliates most often swim in spirals to the left. Large ciliates are also generally the swiftest. Large size is therefore a more perfect expression of evolutionary tendency in the ciliates than small size.

9. Shape of body has no influence upon direction of spiral. There is, however, a much closer correspondence in direction of spiral in those species built upon the same general structural plan, i. e., specialized ciliates as against generalized.

10. Speed of swimming is directly related with the number of spiral turns. Increasing the speed increases the length of spirals. Speed of swimming is also closely related to left-hand spiraling; ciliates with greatest speed generally swim in spirals to the left. Great speed is also closely associated with large size, since the largest ciliates are usually the swiftest. Great speed, therefore, is the most perfect expression of locomotion in the ciliates.

11. The nature of the culture medium itself has no influence whatever upon either the cause or direction of spiral swimming. But the fact that a greater number of left spiraling species have been found in salt water seems to indicate that the salt water ciliates are the oldest, or are better coordinated than the fresh water forms where right spiraling species are still found in greater numbers.

Table 12. List of the Ciliates studied.

Names	Direction of rotation: Fresh water to Left	Fresh water to Right	Salt water to Left	Salt water to Right	Direction of Oral Groove	Speed: μ per sec.	Speed: μ per rotation	Body Lengths per rotation	Temp. C.	Size: Length in μ	Size: Width in μ
Holotricha											
Fam. Paramaeciidae S. K.											
Paramaecium aurelia O. F. Müll.	L				LR	2000	1500.	4,5	21	300—390	60—120
Paramaecium caudatum Ehrbg.	L				LR	2647	1731	7,0	22,5	237—281	65
Paramaecium bursaria Ehrbg.	L				LR	1000	400	3,4	25	100—200	60
Paramaecium marinum S. K.			L		LR	930	666	5,6	19	115	49
Paramaecium calkinsi Woodruff		R			LR	500	600	5,0		107—128	43
Fam. Prorodontidae S. K.											
Prorodon teres Ehrbg.	L					1066	800	5,0		175	160
Prorodon griseus C. & L.	L						1200		18	237	132
Prorodon marinus C. & L.			L							214–296	86—174
Holophrya saginata Penard			L							113	68
Holophrya sp. No 1		R								122	86—104
Nassula ambigua Stein			L			2004	1185		19,5	118—168	59—79
Nassula ornata Ehrbg.	L					750	761			282	90
Nassula rubens C. & L.	L						500		22,0	171–192	69—85
Nassula lateritia C. & L.	L								19,5	174—204	104
Nassula sp. No 1			L							139—348	87—157
Fam. Colepidae Ehrbg.											
Coleps hirtus Ehrbg.	L					686	286	4,0		66	30
Coleps sp. No 1			L			523	666			78	35
Fam. Enchelyidae S. K.											
Enchelys farcimen Ehrbg.		R					256	4,0	19,0	64	28
Colpoda cucullus Ehrbg.	L				LR		266	4,0		68	45
Colpoda parvifrons C. & L.	L				LR				21,0	57—70	30—40
Colpoda sp. No 1		R			LR					52	17—35
Tillina magna Gruber	L				LR	2000	759	3,5—5,0	25,0	150—175	75—90

Fam. Trachelocercidae S. K.											
Trachelocerca olor O. F. Müll.		R				900				235—300	35—40
Trachelocerca tenuicollis Quenn.			L			1111	303			432	43
Trachelocerca phoenicopterus Cohn				R							
Trachelocerca sp. No 1.		R								405—1575	45—67
Lacrymaria cohnii S. K.			L						24,5	180—196	66
Lacrymaria lagenula C. & L.				R		909	474		26,0	142	45
Lacrymaria sp. No 1			L							251	51
Lacrymaria sp. No 2				R						128	17
Lacrymaria sp. No 3				R						170	68
Choenia teres Duj.				R						102—204	15—20
Fam. Tracheliidae Ehrbg.											
Trachelius ovum Ehrbg.		R					2000				
Loxophyllum meleagris Ehrbg.	L								21	270	150
Loxophyllum rostratum Cohn			L							261—435	104
Loxophyllum setigera Quenn.			L							255	51
Loxophyllum sp. No 1			L							348	87
Amphileptus gigas C. & L.		R				608	800			808	136
Amphileptus meleagris Ehrbg.		R								102—348	87
Fam. Ophryoglenidae S. K.											
Ophryoglena acuminata Ehrbg.	L						400	2,3	24	90—174	68—121
Ophryoglena sp. No 1	L									119—170	26—34
Lembadion bullinum O. F. Müll.		R			LR	415				43	36
Colpidium colpoda Ehrbg.	L				LR					104	35—51
Plagiopyla nasuta Stein		R			LR					85—104	43
Frontonia leucas Ehrbg.		R							21,5	188	141
Frontonia sp. No 1	L					1632	1000	3,5	21,5	282—475	141—285
Frontonia sp. No 2			L							170—346	85—130
Frontonia sp. No 3				R						102—104	62—68
Spathidium spathula Duj.		R				526	500			172—237	21—43
Spathidium sp. No 1			L							120—140	30
Spathidium sp. No 2			L								
Fam. Pleuronemidae S. K.											
Pleuronema marina Duj.				R	LR					104	43
Pleuronema chrysalis Ehrbg.				R	LR					85—153	34

Table 12. List of the Ciliates studied. (Continued.)

Names	Direction of rotation				Direction of Oral Groove	Speed		Body Lengths per rotation	Temp.	Size	
	Fresh water		Salt water								
	to Left	to Right	to Left	to Right		μ per sec.	μ per rotation		C.	Length in μ	Width in μ
Holotricha											
Fam. Pleuronemidae S. K.											
Uronema marinum Duj.			L				172			35	17
Cyclidium sp. No 1				R						35—70	26
Cyclidium citrellus Cohn				R						43	25
Fam. Lembidae S. K.											
Lembus velifer Cohn			L		LR	200				87	17
Fam. Opalinidae Stein											
Opalina ranarum Purk.		R								107	87
Fam.? Gen.? Sp ?				R						34	
Fam.? Gen.? Sp.?	L						818			142—380	95—128
Heterotricha											
Fam. Bursariidae Stein											
Bursaria truncatella O. F. Müll.	L				LR		2250	5,2	19	388—432	254—259
Bursaria sp. No 1	L				LR			8,6		302	216
Metopus sigmoides O. F. Müll.	L				LR			4,0		110	50
Metopus sp. No 1		R			LR			1,3		121—191	69—70
Metopus sp. No 2	L				LR					87	43—52
Metopides contorta Quenn.			L		LR	359	468			115	33
Fam. Spirostomidae S. K.											
Spirostomum ambiguum Ehrbg.	L				LR	810	1333			950—1140	95
Spirostomum teres C. & L.	L				LR	640	1380			300—600	50—60
Spirostomum sp. No 1			L		LR						
Condylostoma patens O. F. Müll.			L		LR	1061	738	2,0	20	371	102
Condylostoma sp. No 1			L		LR				20	756—864	86

Condylostoma sp. No 2			L		LR		500			450	
Condylostoma sp. No 3			L		LR					415—595	145—170
Apgaria undulans Stokes	L									226	139
Gen.? Sp.?				R						492	49
Fam. Stentoridae Stein											
Stentor polymorphus O. F. Müll.	L				LR	817	966			208	152
Stentor igneus Ehrbg.	L				LR					175	
Stentor caeruleus Ehrbg.	L				LR	1500	1140			420—637	139—308
Peritricha											
Fam. Halteriidae C. & L.											
Halteria grandinella O. F. Müll.	L					533	533	9,0		60	50
Strombidium claparedi S. K.	L					3740			18	64 – 75	43
Strombidium urceolare Stein			L							69—121	35 - 52
Strombidium turbo C. & L.			L							87	35—61
Strombidium typicum Lankester			L						29	52	17—35
Strombidium sp. No 1			L					4,4		82—86	49 – 65
Strombidium sp. No 2			L					4,0		135	90—102
Mesodinium acarus Stein	L								18	32—52	21—43
Mesodinium pulex C. & L.			L								35
Didinium nasutum O. F. Müll.		R				464			20	107—145	64 —107
Didinium sp. No 1			L							174	104 —121
Fam. Gyrocoridae Stein											
Urocentrum turbo O. F. Müll.		R				700	333	3,7	28,5	90	60
Caenomorpha medusula Perty	L				LR			5,0		100—120	65 —70
Dinophrys lieberkühni Bütsch.	L								20,5	142	71
Fam. Vorticellidae Ehrbg.											
Vorticella nutans O. F. Müll.		R								121	69
Vorticella nebulifera From.		R								78 —122	60—69
Vorticella campanula Ehrbg.		R								400	87—104
Vorticella cratera S. K.		R								139	104—174
Vorticella alba From.		R						7,0		104	69—87
Vorticella citrina Ehrbg.		R								87	35—69
Vorticella striata Duj.				R						43—174	35
Vorticella fasciculata O. F. Müll.		R								122—239	104

Table 12. List of the Ciliates studied. (Continued.)

Names	Direction of rotation				Direction of Oral Groove	Speed		Body Lengths per rotation	Temp.	Size	
	Fresh water		Salt water								
	to Left	to Right	to Left	to Right		μ per sec.	μ per rotation		C.	Length in μ	Width in μ
Peritricha											
Fam. Vorticellidae Ehrbg.											
Vorticella sp. No 1				R						87	52—69
Vorticella sp. No 2				R						104—87	87
Vorticella sp. No 3	L									87	52
Vorticella sp. No 4		R								52—87	35
Vorticella sp. No 5		R								87—104	52
Zoothamnium nutans C. & L.				R						139	17—69
Zoothamnium arbuscula Ehrbg.		R								107	84
Zoothamnium marinum Mereschk.			L						25,5	85	43
Zoothamnium sp. No 1		R									121
Carchesium polypinum Linn.		R							25,5		
Epistylis flavicans var. *decumbens* S. K.		R								186	93
Epistylis plicatilis Ehrbg.		R								141—209	52
Cothurnia nodosa C. & L.				R						130	52
Opercularia nutans Ehrbg.		R								191	35—52
Hypotricha											
Fam. Lionotidae S. K.											
Lionotus wrzesniowskii S. K.			L				500			312—935	20—41
Lionotus fasciola Ehrbg.	L							2,0		235—282	47
Lionotus grandis Entz			L							174—278	69
Lionotus sp. No 1			L							122—148	35—43
Lionotus sp. No 2			L								
Lionotus sp. No 3			L								
Lionotus sp. No 4			L							261—348	64—87
Lionotus sp. No 5			L							104—208	20—34

Fam. Chlamydodontidae S. K.											
Chlamydodon cyclops Entz			L							95	71
Chlamydodon mnemosyne Ehrbg.			L					3,0		104	62
Chlamydodon sp. No 1			L							85—204	34—85
Chilodon cucullus O. F. Müll.	L						333	1,3		261	69
Loxodes rostrum Ehrbg.	L									330	60
Fam. Dysteriidae S. K.											
Dysteria armata Huxley				R						102—119	52
Fam. Peritromidae Stein											
Peritromus emmae Stein			L							139—174	87
Fam. Oxytrichidae Ehrbg.											
Kerona polyporum Ehrbg.	L				LR	465	222	2,0		107	64
Urostyla grandis Ehrbg.	L				LR				24,5	180—300	100—120
Amphisia pernix Wrz.			L		LR				17	104	34—52
Holosticha flava Cohn				R	LR					226	69
Holosticha sp. No 1			L		LR					197—285	65
Plagiotricha sp. No 1			L		LR					93—174	24—34
Stichochaeta pediculiformis Cohn			L		LR				24	129—255	24—32
Uroleptus piscis O. F. Müll.	L				LR	487			22	203	52
Uroleptus rattulus Stein	L				LR	385	465	2,1	21		
Uroleptus agilis Engelm.	L				LR				24,5	214—238	71
Oxytricha fallax Stein	L				LR			2,3	18	174	69
Oxytricha ferruginea Stein	L				LR	400				150	64
Oxytricha platystoma Ehrbg.	L				LR	520	400			120—140	40—60
Oxytricha bifara Stokes	L				LR	1210				235—329	94
Oxytricha sardida Entz	L				LR					120—140	40
Oxytricha saltans Cohn			L		LR					104—122	35
Oxytricha sp. No 1			L		LR						
Oxytricha sp. No 2				R	LR						
Oxytricha sp. No 3	L				LR						
Oxytricha sp. No 4	L				LR					261—348	120
Oxytricha sp. No 5				R	LR					348	104

Table 12. List of the Ciliates studied. (Continued.)

Names	Direction of rotation				Direction of Oral Groove	Speed		Body Lengths per rotation	Temp. C.	Size	
	Fresh water		Salt water								
	to Left	to Right	to Left	to Right		μ per sec.	μ per rotation			Length in μ	Width in μ
Hypotricha											
Fam. Oxytrichidae.											
Stylonychia mytilis Ehrbg.	L				LR		530			141—191	47—87
Stylonychia pustulata Ehrbg.	L				LR				21	120—140	60
Stylonychia sp. No 1	L				LR	475			22	167	86
Fam. Euplotidae Ehrbg.											
Aspidisca costata Duj.		R			LR				22,5	26—64	21—34
Aspidisca polystyla Stein				R	LR					51—68	34—42
Glaucoma pyriformis Ehrbg.		R			LR					87	61
Glaucoma scintillans Ehrbg.		R			LR			5,2	24	87	61
Microthorax sulcatus Engelm.	L				LR		172			34—52	23—34
Uronychia transfuga O. F. Müll.				R	LR		666		24	86	43
Euplotes patella Ehrbg.		R			LR	1250	840	5,2		143—261	91—156
Euplotes harpa Stein				R	LR				24	118—139	59
Euplotes charon O. F. Müll.		R		(R)	LR	1053	282		19	49—83	34—69
Euplotes plumipes Stokes		R			LR					323	243
Styloplotes appendiculatus Ehrbg.			L		LR		317			49—57	26—38
Tentaculifera-Suctoria											
Fam. Acinetidae											
Podophrya collini Root	L								25	53—121	43—69

12. The ciliates do not swim in large circles, neither do they, in free swimming, proceed continually in relatively straight paths. They move in straight paths, curved paths, and broken paths, changing from one to the other, to the right, left, up, or down. These paths are more broken at the higher and at the lower temperatures. Rotation is not a device, therefore, for enabling these organisms to move in perfectly straight paths.

13. From the study of 300 to 400 individuals of *Podophrya collini* Root, although it included only the one species, we are inclined to believe that the same factors which influence spiral paths in the ciliates also influence the spiral paths of suctorians. It is believed that the same factors apply equally well to all free swimming Infusoria.

14. The cause of both rotation on the body axis and the revolution on the axis of progression is the combined action of all the body cilia and is not due to the action of any one particular group of cilia. The direction of the beat of these cilia is obliquely backward to the right for forward movement in normal free swimming in a left spiraling ciliate, and obliquely forward to the left for backward movement.

Bibliography.

Bütschli, O. (1887—89): Protozoa. Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Thierreichs Bd. 1 p. 1098—2035. Leipzig.

Calkins, Gary N. (1901): Marine Protozoa from Woods Hole. Fish Com. Bul. Vol. 21 p. 415—468.

Conn, H. W. (1905): The Protozoa of the Fresh Waters of Connecticut. Hartford Press p. 1—69.

Ehrenberg, C. G. (1838): Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen. Leipzig.

Entz, Géza (1888): Studien über Infusorien des Golfes von Neapel. Abdruck aus den Mittheil. a. d. Zool. Station zu Neapel Bd. 5 H. 3 u. 4 p. 289—444 Taf. 20—25.

Jennings, H. S. (1899): Studies on Reactions to Stimuli in Unicellular Organisms. The mechanism of the motor Reactions of Paramaecium. Amer. Journ. Physiol. Vol. 2 p. 311—341.

— (1900): On the Movements and Motor Reflexes of the Flagellata and Ciliata. Amer. Journ. Physiol. Vol. 3 No. 6 p. 229—260.

— (1901): On the Significance of the Spiral Swimming in Organisms. Amer. Nat. Vol. 35 p. 369—378.

— (1902): Movements and Reactions of Pieces of Infusoria. Biol. Bull. Vol. 3 No. 5 p. 225—234.

Jennings, H. S. (1904): Contributions to the Behavior of the Lower Organisms. Carnegie Publ. No. 16 Washington.
— (1906): Behavior of the Lower Organisms. The Columbia Univ. Press. p. 5—366.
Kent, W. Saville (1881—82): A Manual of the Infusoria. London.
Kofoid, Chas. Atwood and Swezy, Olive (1921): The free living unarmored Dinoflagellata. Memoirs of the Univ. Calif. Press, Berkeley p. VIII + 563.
Konsuloff, St. v. (1922): Untersuchungen über Opalina. Arch. f. Protistenk. Bd. 44 p. 20—345.
Lachmann, J. et Claparède, Ed. (1858): Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. Première partie p. 3—482 and deuxième partie p. 3—291.
Nägeli, C. (1860): Ortsbewegungen der Pflanzenzellen und ihrer Theile. Beitr. z. wiss. Bot. Bd. 2 p. 59—108.
Penard, E. (1922): Etudes Infusoires D'Eau Douce. Georg & Cie, Editeurs, Genève p. 9—331.
Poche, Franz (1913): Das System der Protozoa. Arch. f. Protistenk. Bd. 30 p. 125—321.
Przibram, Karl (1912): Über die Brown'sche Bewegung nicht kugelförmiger Teilchen. Wiener Ber. p. 2339.
Root, F. M. (1914): Reproduction and reaction to food in the suctorian Podophrya collini n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 35 p. 164—196.
Roux, Jean (1901): Fauna Infusorienne des Eaux Stagnantes des Environs de Genève p. 7—148, Planche I—VIII.
Sand, René (1901): Etude monographique sur le groupe des Infusoires Tentaculifères. Extrait des annales de la Société Belge de Microscopie T. 24, 25, 26 p. 5—441.
Schaeffer, A. A. (1910): Selection of food in Stentor coeruleus Ehrbg. Journ. Exp. Zool. Vol. 10 p. 75—132.
— (1920): Ameboid movement. Princeton Press p. 7+156.
Schewiakoff, W. v. (1889): Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. Bibl. Zool. Heft 5 p. 1—78.
Stein, F. (1867): Der Organismus der Infusionsthiere. Bd. 1 u. 2. Leipzig.
Stokes, A. C. (1888): A preliminary contribution toward a history of the fresh water infusoria of the United States. Journ. Trenton Nat. Hist. Soc. Vol. 1 No. 3 p. 71—344.
Thompson, D'Arcy W. (1917): Growth and form. Cambridge Univ. Press, London p. 1—793.
Wrzesniowski, A. v. (1877): Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 29 p. 267—323.
Yocom, H. B. (1918): The neuromotor apparatus of Euplotes patella. Univ. Calif. Publ. Zoöl. Vol. 18 p. 337—396.

Besprechungen.

Steinecke, Fr.: Über Beziehungen zwischen Färbung und Assimilation bei einigen Süßwasseralgen. Botan. Archiv Bd. 4 1923.

Es werden alle bisherigen Angaben über Verfärbungen der Chloroplasten grüner Algen, sowie über Einlagerung von Farbstoffen in die Membran, den Zellsaft oder das Plasma zusammengestellt und eine einheitliche ökologische Deutung dieser Erscheinungen versucht. Sie treten überall da auf, wo Mangel an Nährsalzen gleichzeitig mit starker Beleuchtung herrscht und ist offenbar ein Lichtschutz zur Herabminderung der Assimilation, die infolge des Salzmangels zur Schädigung des Zelllebens führen würde, wenn sie in dem der Lichtintensität entsprechenden Maße stattfinden würde. Verf. bekräftigt seine Theorie nicht nur durch eine große Menge von Beobachtungen, sondern auch durch sehr überzeugende Experimente. So wurde *Zygogonium ericetorum*, das im Zellsaft einen violetten Farbstoff führt, in Gefäße mit Standortswasser und mit Knop'scher Lösung auf dem Standort (einem stark besonnten Hochmoor), sowie unter denselben Kulturbedingungen im Laboratorium aufgestellt. Im Moor blieben die Algen im Standortswasser unverändert violett, die in Knop'scher Lösung hatten den Farbstoff verloren; im Laboratorium, wo eine schwächere Beleuchtung herrscht, hatten die Algen im Moorwasser den Farbstoff teilweise, die in Knop hatten ihn ganz eingebüßt. Hochmoor-Desmidiaceen mit vergilbten Chloroplasten wurden in Standortswasser in einer geschlossenen und einer offenen Schale, sowie in Knop'scher Lösung gehalten. Nach 35 Tagen waren die in der geschlossenen Schale schwach ergrünt (infolge der herabgesetzten Belichtung im Laboratorium), die in der offenen Schale waren stärker grün (da mit dem Staub Nährsalze zugeführt wurden), in der Knop'schen Lösung war eine vollständige Ergrünung eingetreten. Auch das Hämochrom vieler

Flagellaten läßt sich einerseits durch Herabsetzen der Lichtintensität, andererseits durch reichere Zufuhr von Nährsalzen zum Verschwinden bringen. Verf. beschreibt auch die morphologischen Veränderungen vieler Arten im nährsalzarmen und lichtreichen Hochmoor, die zu „Kümmerformen“ führen. Zum Schluß führt er Beobachtungen und experimentelle Erfahrungen an höheren Pflanzen für die Rolle des Anthocyans als Lichtschutz ins Treffen, trotz der dagegen sprechenden Angaben ENGELMANN's und STAHL's. F. MAINX (Prag).

Kolkwitz, R.: Plankton-Membranfilter. Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. 42 1924.

Verf. schlägt „DE HAËN's Membranfilter“, die bisher vielfach in der Bakteriologie und Chemie Verwendung fanden, für das Abfiltrieren von Plankton vor. Die Filter sind aus Nitrozellulose hergestellt mit Porenweiten zwischen 5 und ca. 0,5 μ. Die Filterfläche ist sehr glatt und erscheint auch unter dem Mikroskop ohne Faserstruktur, die Poren sind zahlreich, regelmäßig verteilt und gleichmäßig groß. Die Filter können in einen einfachen Apparat montiert werden, der eine Beschleunigung der Filtration durch schwaches Absaugen ermöglicht. Mit ihm können leicht bis 100 ccm Wasser in wenigen Minuten abfiltriert werden. Die gewonnenen Organismen werden von der Filterfläche abgespritzt; etwa hängengebliebene Individuen können unter dem Mikroskop ausgezählt werden. Für quantitative Untersuchungen bietet diese Methode eine große Genauigkeit. Außerdem ist sie dem Zentrifugieren bei empfindlichen Nannoplanktonten vorzuziehen, die bei geringem Zentrifugieren nicht restlos absinken, bei stärkerem jedoch deformiert werden. F. MAINX (Prag).

Puymaly, M. A. de: Adaptation à la vie aérienne d'une Algue verte du groupe des Volvocales (*Chlamydomonas fungicola* n. sp.). C. R. Acad. Scienc. T. 176 p. 1739, 1923.

Der grüne Belag auf den Hüten gewisser Polyporaceen wird nicht, wie man früher glaubte, von grünen Bakterien, sondern von einer merkwürdigen, noch wenig untersuchten Algenflora gebildet, darunter *Stichococcus bacillaris*. Verf. beschreibt einen an der Luft lebenden *Chlamydomonas*, den er im März auf der Oberfläche von *Lenzites*-Fruchtkörpern fand, die an einem Eichenstumpf wuchsen. Er bildete meist schleimige Klümpchen aus runden Zellen mit dicken geschichteten Schleimmembranen, deren feinerer Bau mittels Rutheniumrot sichtbar gemacht werden kann und dem Verhalten der *Gloeocapsa*-Membranen gleicht. Der *Chlamydomonas* lebt also dauernd im *Palmella*- oder, wie Verf. sich ausdrückt, im *Gloeocystis*-Zustand. Oft tritt er aber auch in Form einzelner ovoider, unbeweglicher Zellen auf. Diese können sich mit Reservestoffen anfüllen und mit einer verdickten Membran umgeben, sie können aber auch dünnwandig bleiben und sich durch lebhafte Teilung vermehren, wobei die Membranen der Mutterzellen gesprengt und abgeworfen werden. Die dabei entstehenden Individuen können nun auch Geißeln führen und be-

weglich sein, allerdings nur wenn die Alge ins Wasser gebracht wird. Die Bewegung wird aber bald eingestellt und die Geißeln gehen wieder verloren. Die Art ist mit keiner der bisher beschriebenen identisch, ähnelt noch am meisten *Chl. intermedia* CHODAT. Verf. wird sie unter dem Namen *Chl. fungicola* neu beschreiben. F. MAINX (Prag).

Puymaly, M. A. de: Reproduction des *Vaucheria* par zoospores amiboides. C. R. Acad. Scienc. T. 174 p. 824, 1922.

STAHL fand 1879 bei *V. geminata* ungeschlechtliche Fortpflanzung durch amöboide Zoosporen, die Verf. nun auch bei *V. hamata* beobachten konnte. Diese Alge lebt an der Luft auf sandigen Böden und läßt in ihrem Fadengeflecht oft dunkler gefärbte Partien unterscheiden, wo die Fäden durch Querwände in Segmente geteilt sind; sie erinnern dadurch an KÜTZING's *Gongrosira dichotoma*, die nach STAHL in den Entwicklungskreis von *V. geminata* gehört. Unter Wasser gesetzt können diese Segmente zu vegetativen Fäden auskeimen, doch nur wenn sie im Jugendzustand waren. Ist ihre Differenzierung zu Sporangien weiter gediehen gewesen, so bilden sie keine neuen Fäden, sondern durch simultane Teilungen ihres Inhaltes eine große Anzahl von Sporen. Sie nehmen dabei kugelförmige Gestalt an, ihre Zellwände nehmen durch Verquellung an der Innenseite an Dicke bedeutend zu und erzeugen so einen Druck auf den Zellinhalt. Das Sporangium platzt in den ersten Morgenstunden an einer unverdickt gebliebenen Stelle und entläßt den Inhalt in Form eines zusammenhängenden Klumpens. Aus ihm treten durch eine kleine Öffnung die nackten, amöboiden Zoosporen aus, die ungefähr 26—33 μ lang und 12—14 μ breit sind. Die Pseudopodien sind zart und hyalin, während der Körper die Chromatophoren, Öltröpfchen und einen oder zwei Zellkerne enthält. Der hyaline Teil entspricht dem Hinterende der Zellen. Die träge Bewegung, die nicht vom Licht beeinflußt wird (!), dauert 2—3 Stunden, dann setzen sich die Zoosporen mit dem Fußteil fest und umgeben sich mit einer Membran. Die Einschlüsse wandern an die Peripherie der Zelle und eine sich vergrößernde Vakuole nimmt die Mitte der Zelle ein. In 5—7 Tagen erfolgt die Keimung. *V. geminata* und *V. hamata*, die diese Art der Fortpflanzung zeigen, sind unterschiedslos wasser- oder erdbewohnend. Allerdings können nur an der Luft wachsende Fäden Sporangien ausbilden, zu deren Entleerung wohl die Benetzung durch den Tau genügt. F. MAINX (Prag).

Gickelhorn, Josef: *Aphanomyces ovidestruens* nov. spec. — ein Parasit in den Eiern von Diaptomus. (Lotos, Prag 1923, Bd. 71. Mit 3 Textfig. u. 1 Tafel.)

In der vorliegenden Arbeit wird wiederum ein biologisch sehr interessanter, bisher nicht beachteter, parasitischer Pilz beschrieben.

Der Verfasser fand in Tümpeln der Umgebung Plans in Böhmen 1923 bei zahlreichen weiblichen Individuen von *Diaptomus* ein verändertes Aussehen ihrer Eiersäckchen, als dessen Ursache sich Pilzparasitismus heraus-

stellte. Die mikroskopische und experimentelle Untersuchung ergab folgenden, bisher unbekannten Tatbestand.

Auf der Dorsalseite des Abdomens — und zwar ausschließlich hier — gelangen aus dort festgesetzten Schwärmern des Pilzes zahlreiche Hyphen, „Infektionshyphen", zur Auskeimung. Mittels kleiner Haftscheiben befestigt schlingen sie sich durch Streckung von hier aus — vielleicht chemotaktisch — ventral gegen die Eiersäcke zu. Gelangen dann diese „Infektionshyphen" in die Nähe der alle Eier umschließenden Haut, so schnüren sie teilweise oder gänzlich einen zwiebelförmigen Teil, „Senker", ab, der mit dünner Hyphe durch diese Haut und durch die Eihaut weiter hineinwächst. Diese Hyphe verzweigt sich nun im Innern reichlich zu einem dichten Mycel. An diesem kommt es dann zur Ausbildung von Sporangien und Geschlechtsorganen oder bloß einer Art von Fortpflanzungsorganen. Die Erstgenannten sind feine, untereinander etwa gleich lange Hyphen, die durch die Eihaut hervorbrechen und deren Inhalt in 16 bis weit über 100 Teile zerlegt wird. Die einzelnen Teile runden sich zu Schwärmern ab und liegen einreihig im Sporangium angeordnet. Durch Aufreißen der Sporangiumwand an der Spitze gelangen sie ins Freie, wo sie dann eine Zeitlang an der Mündung des Sporangiums bewegungslos liegen bleiben. Aus ihrer derben Membran schwärmen sie dann abermals durch eine kleine Öffnung, aber diesmal als bewegliche Individuen, aus. Sie sind nierenförmig, besitzen einen distinkten Kern und zwei seitlich befestigte Geißeln von etwa 3 facher Körperlänge. Nach einiger Zeit des Schwärmens setzen sie sich fest und keimen — auch im freien Wasser — aus. Haben sie sich am Abdomen eines *Diaptomus* festgesetzt, so entsteht eine neue Infektionshyphe, womit auch eine neuerliche Infektion bewerkstelligt ist. Die geschlechtliche Fortpflanzung spielt sich im zerstörten Ei ab, indem sich an dem dichten Mycel kugelig aufgetriebene Oogonien und unter ihnen oder an Nachbarhyphen 1—3 schlauchförmige Antheridien ausbilden, wie z. B. bei *Saprolegnia*. Die nach der Befruchtung entstehende Oospore ist kugelig, im Durchmesser etwa 16—25 μ. Sie ist von einer Membran, die Höcker und Buchten aufweist, umschlossen. Ihre Keimung wurde trotz Bemühungen nicht beobachtet.

Dieses morphologische Verhalten des Pilzes, der — wie noch ergänzt sein mag — nur die Eier von *Diaptomus* allein befällt, kennzeichnet zur Genüge seine systematische Stellung. Es handelt sich um einen *Aphanomyces*, dessen Art aber bisher nicht beachtet und beschrieben wurde. Damit erscheint die Aufstellung einer neuen Art gerechtfertigt. Die Wahl des Namens „*ovidestruens*" erscheint mit Rücksicht auf die Biologie recht glücklich gewählt zu sein. V. Czurda, Prag.

Miehe, Hugo: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen der Algensymbiose bei *Gunnera macrophylla* Bl. Flora Bd. 117 p. 1—15, 1924. Mit 8 Abbildungen im Text.

Miehe greift hier die seinerzeit von Reinke entdeckte Symbiose einer Blaualge mit *Gunnera* auf und verfolgt sie in ihrer Entwicklungsgeschichte. Die Algen treten bei *Gunnera* lokalisiert auf. An jeder Blattbasis der Pflanze sitzen drei schwielen- bis warzenartige Gebilde,

eines in der Mediane des Blattstieles und die anderen beiden links bzw. rechts davon und etwas darüber. Die Schwielen zeigen nicht immer das gleiche Aussehen. Nur unter diesen Schwielen sind die grünen Algennester. Durch sie gehen niemals Gefäßbündel. Die Warzen selber schließen nach außen hin mit verkorkten, doch unregelmäßigen Zellen ab. Die ganzen Blattknospen sind von Schleim überdeckt, die von sehr zahlreichen Drüsenhaaren, die an den jungen Blättern sitzen, abgeschieden werden. Dieser Schleim, der nur den Vegetationskegel überdeckt und sich auch zwischen den Blattanlagen anhäuft, hat zahlreiche Algenzellen, die meist keine Perlschnüre bilden, sondern unregelmäßige Haufen. Es ist von vornherein fast sicher, daß es sich auch hier um den *Nostoc* handelt, der in den Algennestern unter den Schwielen vorkommt. Außerdem sind im Schleime noch Bakterienzoogloeen und Protozoen.

Die Schwielen werden nun außerordentlich frühzeitig angelegt, sie erweisen sich ihrer ganzen Entstehung nach, vor allem durch ihre endogene Anlage, als Adventivwurzeln, sind also Wurzelstümpfe. Diese Wurzelstümpfe zerfasern gewissermaßen ihr Gewebe peripher und schaffen damit den im Schleim befindlichen Algen die Eingangspforten ins Innere des Gewebes. Die Algen sind ausschließlich auf das Wurzelgewebe beschränkt. Das Algen führende Gewebe nennt MIEHE Phykom und spricht von der ganzen Erscheinung in Analogie zur Mykorhiza von einer Phykorhiza. Sind diese Wurzelanlagen durchgebrochen und ihre Gewebspartien strangartig auseinandergewichen, dann sind Kanäle da, die bis ins Innere führen. Die charakteristischen Perlschnurketten der Alge finden sich allerdings erst in der Tiefe des Wurzelgewebes, und zwar an Stellen, an Zellgruppen, die reichlicheren Zellinhalt wie leichte Verquellung der Membran haben. Bis hierher sind die *Nostoc*-Hormogonien kriechend vorgedrungen. Von hier aus schieben sich die Algen weiter in die Lücken, und zwar scheinen sie die gequollenen Stellen der Zellmembranen zu benutzen, um von Zelle zu Zelle zu kommen. In den gequollenen Querwänden stecken zwischen den aufgelockerten Schichten einzelne flachgedrückte Zellen und auf diese Weise scheinen sie von Zelle zu Zelle zu dringen. Die frisch in eine Zelle eingedrungenen Algenzellen sind zunächst kleiner, schwächer färbbar und haben dickere Gallerthüllen. Vielleicht ist hier zunächst die schädigende Wirkung des Wirtsplasmas auf die Blaualge zu erkennen, dann erholen sich aber die Algen und bald ist die ganze Zelle mit einer dichten blauen Algenmasse angefüllt. Wie nun die Alge in der Zelle lebt, ob nur im Zellsaft oder im Plasma, konnte nicht entschieden werden. Neben der immer fortschreitenden Infektion der einzelnen Zellen kommt es in einzelnen Fällen auch dadurch zu einer Vergrößerung der Phykome, daß sich die infizierten Zellen, wenn auch selten, teilen.

In den älter werdenden Gewebestellen der Wirtspflanze sterben die Algen ab oder sie gehen eine Art Sporenstadium ein.

Da die Algen im Schleime des Vegetationskegels leben, ist nicht nur für die Infektion der sich immer neu bildenden Schwielen, sondern auch für die der abzweigenden Achselknospen gesorgt.

Unklar ist die Frage geblieben, wie die Algen auf den Vegetationspunkt gelangen; es kann sich entweder um eine ständige Neuinfektion von außen handeln, oder aber es sind bereits die *Gunnera*-Samen infiziert.

Dieser Punkt konnte nicht geklärt werden, da reife Samen nicht genügend zur Verfügung standen und auch die Untersuchung der Früchte kein ganz gesichertes Ergebnis gab, obwohl das Vorkommen einzelner Fäden und einzelner Zellen, die allerdings nicht sicher als *Nostoc* gedeutet werden konnten, festgestellt werden konnte.

Ebenso ist nicht sicher bekannt, ob es überhaupt algenfreie *Gunnera*-Pflanzen gibt.

Trotzdem nicht alle Punkte geklärt werden konnten, so gibt uns die MIEHE'sche Untersuchung einen klaren Einblick in manche wichtige Fragen, die sich bei diesen Symbiosen ergeben. A. PASCHER.

Lorbeer, G.: Der Chromatophor, die Chromosomenzahl und die Dehiszenzlinie des Sporogons von *Anthoceros laevis* L. Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. 42 p. 231—237, 1924.

Für diese merkwürdige Lebermoosgattung, die von einigen Autoren (LOTSY) als tiefststehende Moosgattung, von anderen als vorgeschrittenste Form angesprochen wurde, lag die auffallende Angabe vor, daß sich, abgesehen von der Chromosomenzahl, die diploide und die haploide Phase auch dadurch unterscheide, daß erstere zwei Chromatophoren, letztere nur einen haben sollte. Diese Doppelzahl der Chromatophoren in der diploiden Phase wurde dadurch erklärt, daß beim Geschlechtsakte sowohl die männliche wie auch die weibliche Geschlechtszelle einen Chromatophoren mitbrächte.

Nun wurde zwar im reifen Ei von *Anthoceros* ein solcher Chromatophor festgestellt, nicht konnte aber erwiesen werden, daß im Antheridium bei der Anlage des spermatogenen Gewebes ein Chromatophor in dieses übertritt.

LORBEER untersuchte nun den Chromatophorenapparat der diploiden *Anthoceros*-Phase genau. Er fand, daß die Chromatophorenteilung vor der Kernteilung stattfand, und zwar auch in den *Anthoceros*-Zellen, in denen die Reduktionsteilung des diploiden Kernes eintritt, wo ein Chromatophor in zwei Teilungsschritten vier Tochterchromatophoren liefert, bevor der Kern sich noch geteilt hat. Hätte jede Sporogonzelle im Gegensatz zur haploiden Phase zwei Chromatophoren, wie es angegeben war, so müßte die Vierzahl der Chromatophoren in den Archesporzellen bereits nach einem Teilungsschritt erreicht werden, was ja eben nicht der Fall ist.

Aber auch die genaue Beobachtung ausgewachsener diploider Zellen zeigt das Irrige der erwähnten Angabe über den Unterschied der diploiden und haploiden Phase in der Chromatophorenzahl auf. Der Chromatophorenapparat besteht hier nicht aus zwei getrennten Chromatophoren, sondern der einzige Chromatophor setzt sich aus zwei großen Lappen zusammen, die stets durch eine schmale Brücke verbunden sind. Demnach kam die erwähnte irrige Angabe dadurch zustande, daß man die beiden Lappen für zwei getrennte Chromatophoren an- und die verbindende Brücke übersah.

Der Kern liegt bei diesen gelappten Chromatophoren regelmäßig in der Mitte.

So hat die merkwürdige und vereinzelt dastehende Angabe über einen Chromatophorenunterschied zwischen der diploiden und haploiden Phase zu fallen.

Im zweiten Teile der Arbeit stellt LORBEER die Angabe DAVIS über die Chromosomenzahl bei *Anthoceros*: acht für die diploide, vier für die haploide Phase, — dahin richtig, daß in der diploiden sechzehn, in der haploiden acht Chromosomen vorhanden seien.

Der dritte Teil der Arbeit hat rein botanisches Interesse.

A. PASCHER.

Utermöhl, H.: Phäobakterien (Bakterien mit braunen Farbstoffen). Biol. Zentralbl. Bd. 43 p. 605—609.

Der Autor beobachtete eine Symbiose von der Art wie sie BUDER geklärt hat, nachdem LAUTERBORN als Erster solche Organismen beschrieben hat, und wie Ref. sie seinerzeit als Syncyanosen bezeichnete, soweit der eine Symbiont eine Cyanophycee ist. Die von UTERMÖHL beobachtete Symbiose ist dem *Pelochromatium roseum* LAUTERBORN zweifellos morphologisch sehr ähnlich: ein beweglicher zentraler Organismus umgeben von gefärbten, kleinen unbeweglichen Organismen, die in der Gallerthülle liegen, die den zentralen Organismus einschließt. Nur ist hier der Belag so dicht gebildet, daß von den Einzelindividuen des kleinen Organismus zunächst nicht viel bemerkt werden kann, ihre ganze Menge wie ein gekörnelter Belag aussieht. Sie lösen sich aber teilweise leicht los, wenn sie eine Zeitlang auf dem Objektträger gehalten werden und dann werden kleine bräunliche Zellen wahrnehmbar, die in der Längsachse des Hauptorganismus in Reihen angeordnet sind. Sie sind länglich und beiderseits abgerundet. Der zentrale Organismus ist ein begeißeltes farbloses Bakterium. Kurz es kehren die Verhältnisse wieder, wie sie BUDER für das *Chlorochromatium* LAUTERBORN angab, nur ist der gefärbte Symbiont hier braunrot. In diesem Farbenton weichen sie auch von den Purpurbakterien ab. Die Braunfärbung wird nicht durch Eisenspeicherung verursacht, der Farbstoff ist nach UTERMÖHL auch nicht derselbe wie bei den Purpurbakterien, denn er bleibt bei Zusatz von Salzsäure erhalten. Dagegen verschwindet die Braunfärbung in 90 proz. Alkohol. Weitere Proben wurden nicht gemacht.

UTERMÖHL nennt nun auf diese geringfügigen Untersuchungen hin diese Bakterien Phäobakterien. Ref. erscheint die Schaffung einer solchen Gruppe zumindest, um einen ganz milden Ausdruck zu gebrauchen, verfrüht. Vor allem ist in keiner Weise der Nachweis, daß es sich tatsächlich um „Bakterien“ handelt, erbracht. Im Gegenteil, aus der Angabe des Autors, daß der braune Farbstoff in der Rindenschicht der kleinen Organismen vorhanden sei, spricht sehr stark dagegen und weist deutlich auf Verhältnisse hin, die wir bei den Blaualgen finden. Wir wissen auch, daß die Färbung der Blaualgen sehr schwankt, dadurch, daß außer den Chlorophyllen und Karotenen Phykocyane und Phykoerythrine in sehr schwankendem Verhältnisse vorkommen, die Färbung von dem quantitativen Verhältnisse dieser Farbstoffe sehr abhängt. Ich verweise auf die Untersuchungen von BORESCH.

Der Autor hat ferner völlig übersehen, daß Ref. außer den von LAUTERBORN und BUDER angegebenen Symbiosen auch noch andere beschrieben hat, bei denen eine, ebenso wie die von UTERMÖHL beobachtete, nicht grüne und rote, sondern olivbraune, braungrüne Symbionten (Cyanophyceen) hatte.

Sonach dürfte es sich bei der UTERMÖHL'schen Symbiose in der gefärbten Komponente um eine Cyanophycee und überhaupt keine Bakterie handeln, und die Bezeichnung Phäobakterien hätte sich der Autor für später ersparen sollen, bis er den Nachweis, es handele sich zunächst um Bakterien, und ferner dann um eine ganz eigenartige, durch ihre Braunfärbung tatsächlich charakterisierte Gruppe, erbracht hat. Diesen eigentlich selbstverständlichen Nachweis hat aber der Autor nicht einmal angetreten.

A. PASCHER.

Die Geschlechtsprozesse bei Infusorien (speziell bei den Ophryoscoleciden), neue Tatsachen und theoretische Erwägungen.

Von
Prof. V. Dogiel
(Zootomisches Institut der Universität zu Leningrad).

(Hierzu 64 Textfiguren, 1 Schema und Tafel 12—18.)

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Während meiner cytologischen Untersuchungen an Infusorien, die im Darm von Huftieren parasitieren, habe ich mehrere Male diese interessanten Ciliata im Conjugationszustand angetroffen. Die Literaturdurchmusterung hat mir gezeigt, daß von der geschlechtlichen Vermehrung dieser Tiere zurzeit so viel wie gar nichts bekannt ist. Zwar hat Günther im Jahre 1900 sechs Pärchen von *Cycloposthium bipalmatum* zur Sicht bekommen, aber, wie es bei solchem mangelhaften Material auch natürlich ist, sich bloß mit Beschreibung des äußeren Habitus der Conjuganten begnügt.

Bereits eine oberflächliche Untersuchung hat mich indessen davon überzeugt, daß die Conjugation bei solchen parasitischen Infusorien viele höchst interessante Besonderheiten darbietet, von denen manche neues Licht auf den Gang der Geschlechtsprozesse bei Infusorien im allgemeinen werfen. Außerdem erleichtert das Studium der Conjugation bei Ophryoscoleciden den Vergleich der Geschlechtsprozesse bei Einzelligen und bei Metazoen.

Spezieller Teil.

§ 1. Material und Untersuchungsmethoden.

Der Hauptteil des Materials stammte aus dem Darmtractus verschiedener Antilopen und wurde von mir während meiner Reise nach Zentralafrika im Jahre 1914 gesammelt. Die meisten Antilopen wurden in der Umgebung des Naiwascha-Sees erbeutet, etwa in 10 Kilometer Entfernung von der Station Naiwascha an der Eisenbahn Mombasa—Viktoria—Nyanza. Andere wurden

unweit von Taveta am Fuß des Kilimandscharo-Gebirges erbeutet. Außerdem habe ich ein reiches Material von Rinder- und Pferdedarminfusorien ausgenützt. Dieses Material wurde im Petrograder Schlachthaus von meinen Schülern T. W. Fedorowa (das Rind) und G. N. Gassowsky (das Pferd) gesammelt und fixiert.

Es ist zu notieren, daß die Conjugationszustände in Antilopen ziemlich häufig zu treffen sind (von den 8 darauf untersuchten Antilopen wurden solche in drei Exemplaren gefunden), wogegen von etwa 300 Proben der Rinder- und Pferdeinfusorien nur 4 conjugierende Pärchen enthielten.

Im ganzen stand mir das Conjugationsmaterial von 9 verschiedenen Arten der Infusorien aus dem Darm der Huftiere zur Verfügung. Mehrere dieser Spezies sind von mir entdeckt, wobei ich sie vorläufig zur Gattung *Diplodinium* zähle, um auf ihre systematische Stellung in einer späteren Arbeit genauer einzugehen.

1. *Isotricha* (*Dasytricha*) *ruminantium* — Conjugation einmal im Rinderdarm angetroffen (etwa 10 Pärchen nebst zahlreichen Prä- und Exconjuganten).

2. *Entodinium* sp. — in *Amphiceros*-Antilope (1 Pärchen).

3. *Diplodinium bubalidis* mihi — in *Madoqua* und in *Bubalis cokei* (etwa 30 Pärchen und zahlreiche Exconjuganten).

4. *Diplodinium costatum* mihi — in *Amphiceros*-Antilope (etwa 10 Pärchen).

5. *Diplodinium* (*Ophryoscolex*) *ecaudatum* f. *ecaudatum* — in *Amphiceros*-Antilope (verschiedene Conjugationsstadien in großer Anzahl).

6. *Diplodinium triloricatum* mihi — in *Amphiceros*-Antilope (verschiedene Stadien der Conjugation in großer Menge).

7. *Diplodinium gracile* mihi — in *Bubalis cokei* (etwa 20 Pärchen nebst zahlreichen Exconjuganten).

8. *Opisthotrichum janus* mihi — in *Madoqua* und *Bubalis cokei* (in *Madoqua* spärlich, in *Bubalis* etwa 150 Pärchen und viele Prä- und Exconjuganten).

9. *Cycloposthium bipalmatum* — im Pferdedarm (etwa 300 Pärchen und alle anderen Stadien in großer Quantität).

Die genannten Arten gehören zu 3 verschiedenen Familien: *Isotrichidae*, *Ophryoscolecidae* und *Cycloposthiidae*. Das Material wurde mit allgemein üblichen Methoden fixiert und gefärbt. Fixierung: Schaudinn's Gemisch. Färbung: Heidenhain's Eisenhämatoxylin, Delafield's Hämatoxylin, Hämalaun, Boraxkarmin. Die meisten Resultate waren an Totalpräparaten erzielt, doch habe ich auch Schnitte von 5 μ Dicke angefertigt und studiert.

§ 2. Die Vereinigungsweise der Conjuganten.

Als Regel conjugieren sämtliche Infusorien der Huftiere mit ihren vorderen Enden: der sogenannte terminale (nach STEIN) Typus der Conjugation, welcher meistens als der primitivere gedeutet worden ist. Indem der vordere Körperpol der untersuchten Infusorien fast immer die Mundöffnung trägt, kommen bei der Conjugation diese Öffnungen der beiden Partner gegeneinander zu liegen. Es kann die Frage auftauchen, was eigentlich als das bestimmende Moment für die Vereinigungsstelle der Conjuganten angenommen werden muß: nämlich das vordere Körperende oder eventuell die Mundöffnung. In dieser Hinsicht kann uns *Isotricha ruminantium* eine befriedigende Antwort geben. Diese Form, von SCHUBERG (1888) als eine selbständige Gattung *Dasytricha* beschrieben, von BRAUNE (1914) der Gattung *Isotricha* eingereiht, wurde von mir in Mitarbeit mit T. W. FEDOROWA studiert. Im Gegensatz zu den Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden geht dieses Infusor beim Schwimmen mit ihrem zugespitzten aboralen Körperpole voran, während der Mund am entgegengesetzten Pole sich befindet. Nach den Untersuchungen von BÜTSCHLI und SCHUBERG soll dieses orale Körperende nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch dem hinteren Pol übriger Ciliaten entsprechen, indem die Mundöffnung bei Isotrichiden sekundär das vordere Ende des Körpers verlassen hat um seine jetzige Stellung einzunehmen. Bei Beginn der Conjugation verhalten sich die Tiere so, daß sie sich mit ihren aboralen, also physiologisch und morphologisch vorderen Enden zusammenkleben, ihre orale Enden aber auseinandergespreizt halten. Daraus folgt, daß bei etwaigen Verschiebungen des Mundes vom Vorderpole die Stelle der Vereinigung der Conjuganten dessenungeachtet an deren vorderen Enden erhalten bleibt.

Bei vielen Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden fallen die beiden terminal vereinigten Komponenten eines Paares mit ihren Längsachsen zusammen (*D. bubalidis, D. costatum, D. triloricatum, C. bipalmatum*); bei anderen Arten kommen die Conjuganten unter einem Winkel zu liegen, dessen Größe variieren kann (*D. ecaudatum, O. janus*). Endlich gibt es auch manche Arten (*D. gracile*), wo die Conjugation diesbezüglich in beiderlei Weise stattfinden kann. Die Conjuganten von *Isotricha ruminantium*, welche anfangs nur mit ihren vorderen Enden zusammenhaften, legen sich später mit ihren ventralen Flächen dicht aneinander.

Wenn die Partner unter einem gewissen Winkel zueinander

geneigt sind, so kann die Neigungsrichtung mit deren ventralen (*Isotricha*, *D. ecaudatum*), oder mit deren dorsalen (*D. gracile*), oder aber mit deren dorsolateralen Flächen (*O. janus*) zusammenfallen. Die Größe des Winkels ist im ganzen für jede Art charakteristisch, obwohl sie manchmal (besonders bei *D. gracile*) ziemlich starke individuelle Schwankungen aufweist. Am stärksten sind die Conjuganten von *Isotricha* (Textfig. Y) zueinander geneigt, wo beide Tiere sich mit den vorderen 2 Dritteln ihrer ventralen Seite dicht zueinander schmiegen, so daß hier der erwähnte Winkel bis auf 0^0 sinkt. Ein folgendes Glied der Reihe bildet *O. janus* (Taf. 12 Fig. 10), bei welchem die Partner immer noch sehr stark zueinander geneigt sind; etwas weiter wird der Winkel bei *D. ecaudatum* (Textfig. V), und am weitesten bei *D. gracile* (Textfig. E_2—G_2).

Bei terminaler Vereinigung sind beide Partner meistens in gleicher Weise orientiert, so daß sie symmetrisch zu beiden Seiten der Vereinigungsebene gelagert erscheinen: jeder Conjugant stellt ein Spiegelbildnis seines Partner dar, wobei die Vereinigungsfläche die Symmetrieebene der von beiden Conjuganten gebildeten Figur vorstellt. Nur bei *D. bubalidis* scheinen die Partner nicht so symmetrisch an beiden Seiten der Vereinigungsebene angeordnet zu sein.

Die Art und Weise der Vereinigung werden erstens von der Form des vorderen Körperendes und zweitens von der Beschaffenheit der Körperoberfläche der Tiere bestimmt. Die innige Vereinigung der Conjuganten von *Isotricha* mit ihren ventralen Flächen wird z. B. dadurch ermöglicht, daß gerade bei dieser Spezies die Pellicula verhältnismäßig weich bleibt, was die temporäre Zusammenschmelzung der Plasmaleiber erleichtert. Bei allen Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden ist dagegen der Körper von einer derben SiO^2-haltigen Cuticula bedeckt. Damit ist bei ihnen ein besonderer Modus der Vereinigung verknüpft. Es kommt bei ihnen während der ganzen Dauer der Conjugation zu keiner wenn auch vorübergehenden Leiberverschmelzung oder zur Bildung einer Plasmabrücke zwischen beiden Conjuganten. Die Mundöffnungen der Conjuganten bleiben stets offen und die adoralen Membranellenzonen gut ausgebreitet, so daß sie einen Kranz um das Vorderende der Tiere bilden. Dabei werden die Membranellen des einen Tieres mit denen des anderen verflochten, indem sie in die Intervallen zwischen den letzteren passieren; und diese Verflechtung ist es, welche den Zusammenhang zwischen beiden Conjuganten besorgt. Es muß dahingestellt bleiben, ob vielleicht die Membranellen der Conjuganten durch irgendwelche von den Infusorien ausgeschiedene Stoffe zu-

sammengeklebt werden. Ich habe aber nichts beobachtet was zugunsten einer solchen Vermutung sprechen könnte. Bei dem erwähnten Vereinigungsmodus bleibt zwischen den Vorderenden der Conjuganten, die nur mit ihren Rändern zusammenhängen zentralwärts ein linsen- bis kugelförmiger freier Raum, welcher bei verschiedenen Arten mehr oder weniger stark ausgeprägt sein kann. Diesen Raum muß der Wanderkern der Conjuganten passieren um in das Nachbartier einzudringen: ein wichtiger Umstand, der nicht ohne Wirkung auf den Befruchtungsprozeß bleibt.

Der verhältnismäßig lockere Zusammenhang der Conjuganten bei Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae wird dadurch bestätigt, daß z. B. bei *Cycloposthium* die Partner im Kanadabalsam auf jeder beliebigen Phase der Conjugation durch vorsichtiges Klopfen auf das Deckglas ziemlich leicht zu trennen sind, wobei bei beiden Tieren deren adorale Membranellenzonen schön ausgebreitet erhalten bleiben. Daraus geht hervor, daß die Plasmaleiber der Conjuganten während der ganzen Dauer der Sexualprozesse voneinander getrennt bleiben.

Die gegenseitige Lage der Conjuganten bei verschiedenen Ophryoscoleciden hängt ferner von der Lage der Skeletplatten des Endoskelets ab, welche meistens den Vorderteil des Körpers einseitig oder von allen Seiten kragenartig umgeben. Bei *D. ecaudatum* ist dieser Kragen auf der ventralen Seite nach hinten abgestutzt, was dazu führt, daß die Partner einander mit ihren ventralen Flächen zugeneigt sind. Bei *O. janus* ist der Kragen auf dem Rücken etwas ausgeschnitten und dementsprechend sind die Tiere während der Conjugation zueinander mit ihren dorsolateralen Flächen gewendet. Bei *D. bubalidis* steht die starke Entwicklung des sogenannten zapfenförmigen Fortsatzes der genau symmetrischen Lagerung der Partner zu beiden Seiten der Vereinigungsebene im Weg.

§ 3. Vorbereitungen zur Conjugation.

Aus meinen Untersuchungen erhellt, daß bei allen parasitischen Infusorien aus dem Darm der Huftiere mindestens eine Teilung von besonderem Typus der Conjugation vorangeht. Diese Teilung unterscheidet sich von den gewöhnlichen Teilungen der neutralen Individuen, bildet eine conditio sine qua non für den Beginn der Conjugation und kann mit vollem Rechte als p r o g a m e T e i l u n g definiert werden. Abgesehen von dem besonderem Charakter der progamen Teilung sind auch ihre Endprodukte von gewöhnlichen oder neutralen Individuen durch eine Reihe morphologischer Merkmale insoweit

unterschieden, daß sie in einer gemischten Population leicht erkannt werden können. Mir scheint es zweckmäßig für solche Stadien des Lebenscyclus sämtlicher Ciliata eine besondere Benennung nämlich die der Präconjuganten einzuführen. Die Präconjuganten aller Darmciliaten unterscheiden sich von neutralen Exemplaren stets durch den Bau ihres Mi, aber auch durch mehrere andere Merkmale. Indem der Mi von allen übereinstimmend mit der Geschlechtsanlage der Metazoen, oder richtiger mit den Kernen der Geschlechtszellen verglichen wird, so können seine Veränderungen mit denjenigen der Oogonienkerne in Eizellkerne parallelisiert werden. Andererseits scheint es mir möglich die Veränderungen des Ciliatensomas, welche zur Verwandlung in einen Präconjuganten führen, mit den Erscheinungen in Vergleich zu bringen, welche bei Metazoen beim Eintritt der Pubertät beobachtet werden, d. h. mit der Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale. Diese Fragen werden in weiteren Paragraphen meiner Arbeit eingehender erörtert.

§ 4. Die Zahl der progamen Teilungen.

Nach Literaturangaben kann die Zahl der sogenannten „Hungerteilungen“, durch welche die Conjugation eingeleitet wird und welche rasch nacheinander folgend zur Bildung kleiner Individuen (Präconjuganten mihi) führen, schwanken. So beobachtete Maupas (1889), daß bei *Leucophys patula* der Conjugation 4 Hungerteilungen vorangehen, wobei 16 sehr kleine Individuen gebildet werden. Nach Hertwig (1905) gibt es bei *Dileptus anser* beim Hungern 2 Hungerteilungen, und als deren Resultat 4 kleine Individuen.

Unter den von mir studierten Formen hat *O. janus* zweifelsohne eine einzige progame Teilung, welche zur Bildung von zwei verschieden gestalteten Präconjuganten führt, die auch beträchtliche Größenunterschiede aufweisen (Macropräconjugant und Micropräconjugant). Diese Präconjuganten treten stets ohne weitere Teilungen durchzumachen zur Conjugation. Bei anderen Ophryoscoleciden und bei *Cycloposthium* haben wir dasselbe mit Ausnahme des markanten Dimorphismus von Präconjuganten. Was *Isotricha ruminantium* betrifft, so bin ich bis jetzt leider nicht imstande über die Zahl der progamen Teilungen genau mich auszusprechen.

§ 5. Die Größe von Präconjuganten, Conjuganten und der neutralen Tiere.

Die kleineren Dimensionen der Conjuganten im Vergleich mit gewöhnlichen (neutralen) Tieren sind allbekannt. Dieser Umstand

war schon seit Maupas für verschiedene freilebende Infusorien hervorgehoben. Pearl (1907) hat die Tatsache für *Paramaecium* durch genaue statistische Untersuchung festgestellt, und Jennings (1911) die Studien Pearl's noch mehr erweitert und ergänzt. In den meisten Fällen sind die Größenunterschiede zwischen Conjuganten und Nichtconjuganten nicht sehr beträchtlich. Größere Unterschiede gibt es bei solchen Formen wie *Leucophrys patula*, und besonders bei *Loxodes rostrum*, wenn die Beobachtungen von Kasanzeff (1910) richtig sind, daß nur zweikernige Exemplare zur Conjugation herantreten. Ebenso große Differenz scheint bei manchen parasitischen Infusorien aus dem Darme von *Ctenodactylus* zu walten. Chatton und Pérard (1921) weisen nämlich darauf hin, daß bei *Nicollella ctenodactyli* die neutralen Tiere mehreremal länger als die Conjuganten sind. Wenn wir es hier nicht mit verschiedenen Rassen (Zwerg- und Riesenrassen) zu tun haben, so muß dieser beträchtliche Unterschied von einer großen Anzahl der progamen Teilungen stammen.

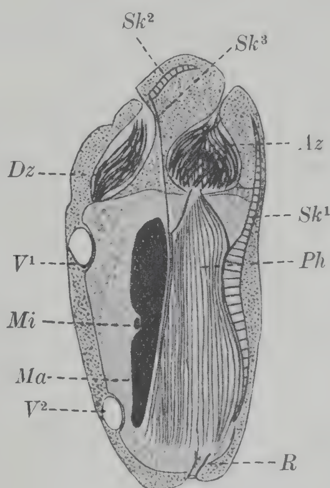


Fig. A.
Diplodinium ecaudatum.
Neutrales Tier, von der rechten Seite gesehen.
Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Bei Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden sind die Conjuganten auch im allgemeinen kleiner als neutrale Tiere, wobei diese Differenz bei einzelnen Arten verschieden stark ausgeprägt ist.

Bei *D. ecaudatum* (Textfig. A) überschreiten die Größen der Conjuganten nicht die Variationsgrenze der neutralen Tiere, obwohl sie bei der unteren Grenze der Variationskurve bleiben. So schwankt die Länge der neutralen *D. ecaudatum* zwischen 85—140 μ, wobei 66 Proz. aller Tiere länger als 105 μ sind. Die Länge der Conjuganten dagegen variiert nur im Bereich von 85—105 μ. Die zwei Individuenklassen von 95—100 μ Länge enthalten bei neutralen Tieren nur 17 Proz. der ganzen Anzahl, wogegen bei Conjuganten etwa 74 Proz. zu diesen Klassen gehören. Im Durchschnitt sind die meisten Nichtconjuganten von etwa 120 μ, die meisten Conjuganten von etwa 100 μ Länge.

Tabelle, welche die Länge der neutralen und conjugierenden *D. ecaudatum* illustriert:

Klassen:	85 μ	90 μ	95 μ	100 μ	105 μ	110 μ	115 μ	120 μ	125 μ	130 μ	135 μ	140 μ	
Neutrale:	1	4	1	7	4	7	5	8	7	4	1	1	= 50 Stück
Conjuganten:	1	8	12	25	4								= 50 Stück

Beinahe dasselbe Bild bietet uns auch *D. triloricatum* aus Stinbock, in dessen Darm ich eine ziemlich intensive Conjugationsepidemie bei diesem Infusor auffand. Die Länge der Conjuganten variiert in sehr engen Grenzen, d. h. zwischen 50—80 μ, wobei 50 Proz. aller Tiere zu der Klasse von 60 μ gehören und nur je 10 Proz. auf beide extremen Klassen von 50 und 80 μ fallen. Bei neutralen Tieren ist die Variationsbreite etwas beträchtlicher: 60—110 μ. Die Mehrzahl der Individuen (42 Proz.) ist in die Klasse von 80 μ einzuschließen. Also auch hier ist die Verschiebung der Conjugantenkurve gegen die niederen Zahlen zu notieren.

Tabelle der Länge von neutralen und conjugierenden *D. triloricatum* (je 50 Stück gemessen):

Klassen:	50 μ	60 μ	70 μ	80 μ	90 μ	100 μ	110 μ	
Neutrale:		2	10	21	13	3	1	= 50 Stück
Conjuganten:	5	25	15	5				= 50 Stück

Bei *D. gracile* (ein Präconjugant der Rasse *A* ist auf der Textfig. B, ein neutrales Tier derselben Rasse — auf Textfig. E_1 abgebildet) und *D. bubalidis* wird die Frage dadurch komplizierter, daß diese beiden Arten aus mehreren Rassen zusammengesetzt sind, welche



Fig. B.

Fig. B. *Diplodinium gracile.* Ein Präconjugant der Rasse A. *Mi* vom *Ma* entfernt und eine tonnenförmige Spindel bildend. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

starke Größendifferenzen aufweisen, so daß für jede Rasse eine separate Tabelle der Messungen dazugehöriger Conjuganten und Neutralen aufgestellt werden muß. Wenn wir diese Vorsichtsmaßregel beachten, erhalten wir Resultate, die leicht den oben erwähnten zur Seite gesetzt werden können. In der unten gegebenen Tabelle illustriere ich die Verhältnisse für die Rassen *A*, *B* und *D* von *D. gracile.* Leider standen mir im ganzen nur 17 Pärchen (also 34 Conjuganten) dieser 3 Rassen zur Verfügung.

lassen	Nichtconjuganten	Conjuganten
.35 μ	DD	
.30 μ	DDDD	
.25 μ	DDDD	
.20 μ	DDDD	
15 μ	DDDDDDDDD BBBB	
00 μ	DDDDDDDDDDD BBBBB	
05 μ	DDDDD BBBBBBBB	
.00 μ	DDDDDD BBBBBBBBBBBBBB	
95 μ	D BBBBBBBBB	
90 μ	B	
85 μ	BB	DDD
80 μ	BBBBB	DDDDD
75 μ	B	DD BB
70 μ	AAAAAAA	BBB
65 μ	AAAAAAAAAA	BB
60 μ	AAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA	
55 μ	AAAAAAA	
50 μ	AAA	AAAAAAAA
45 μ		AAAAAA

Aus der Tabelle ersieht man, daß die 10 Conjuganten der Rasse *D* nach ihrer Länge den Nichtconjuganten der kleineren Rasse *B*, und die 10 Conjuganten der Rasse *B* den Nichtconjuganten der Zwergrasse *A* entsprechen. Bei *D. gracile* stehen offenbar die Conjuganten jeder Rasse fast vollkommen außerhalb der Variationskurve für Nichtconjuganten derselben Rasse, weil sie sogar den kleinsten Exemplaren der Neutralen ihrer Rasse an Länge nachstehen.

Ähnliche Resultate erhielt ich auch für die 3 conjugierenden Rassen von *D. bubalidis.*

Sehr interessant ist das Verhalten von *O. janus*, bei welchem beide Conjuganten eines Paares sich gewöhnlich voneinander sehr beträchtlich durch ihre Größe, sowie durch mehrere andere Merkmale unterscheiden. Diese Unterschiede sind so markant, daß man mit Recht von Micro- und Macroconjuganten reden kann. Die Länge der Microconjuganten schwankt zwischen 60—80 μ, wobei die große Mehrzahl davon zur Klasse von 70 μ Länge gehört. Macroconjuganten sind von der Größe von 90—110 μ, wobei die Mehrzahl (etwa 60 Proz.) etwa 100 μ lang ist. Die neutralen Tiere stehen teilweise im Bereich der Macroconjuganten, sinken aber niemals bis zum oberen Niveau der Microconjuganten hinab. Teilweise gehören sie zu der Klasse von 120 μ, welche schon keine Conjuganten enthält.

Tabelle zur Illustration der Länge der Neutralen und der Conjuganten von *O. janus*:

Klasse:	60 μ	70 μ	80 μ	90 μ	100 μ	110 μ	120 μ
Neutrale:				9	11	21	9
Macroconjuganten:				12	21	5	
Microconjuganten:	4	25	3				

Die Größendifferenz zwischen Neutralen und Conjuganten von *Cycloposthium bipalmatum* wird später besprochen; hier genügt es zu sagen, daß die allgemeine Regel auch für diese Gattung gültig ist.

Bei *Isotricha* (Textfig. C und D) sind auch die Präconjuganten etwas kleiner als die Neutralen.

Für alle Arten bleibt also die Regel bestehen, daß Conjuganten stets etwas kleiner als Neutrale sind. Da, wo eine Art durch mehrere verschiedene Rassen vertreten ist, wird diese Regel für

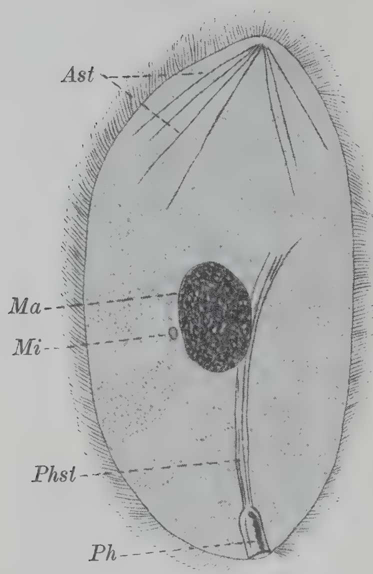


Fig. C.

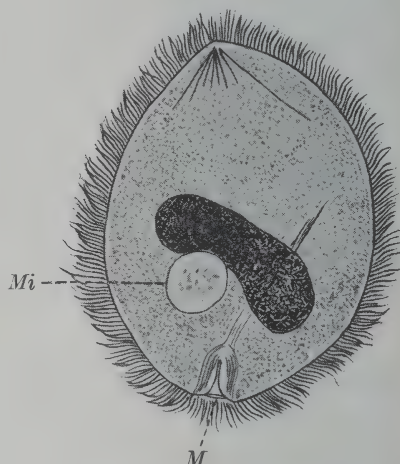


Fig. D.

Fig. C u. D. *Isotricha ruminantium.* Neutrales Tier und ein Präconjugant. Beide mit ihrem vorderen Ende nach oben gekehrt. *Ast* = Afterstützen; *Ph* = Pharynx; *Phst* = Pharynxstützen. Comp. Oc. 4, hom. Imm. 2 mm.

jede Rasse behalten. Die Ursachen, von welchen die kleinere Größe der Conjuganten abhängig ist, werden uns später bei der Beschreibung der progamen Teilung klar werden.

§ 6. Geschlechtsauslese (assortative mating).

Die Erscheinung von „assortative mating", welche anfangs von Pearl (1907) an *Paramaecium* festgestellt und später von Jennings (1911) an demselben Objekt genau analysiert wurde, unterliegt keinem Zweifel. Obwohl diese Erscheinung in mancher Hinsicht nur an rassenreinem Material studierbar ist, so führen doch meine teils an gemischten Populationen gewonnene Resultate, mit denen von Jennings verglichen, zu manchen interessanten Schlüssen. Erstens was die Größenvariabilität der Conjuganten betrifft, so zitiert Jennings, indem er die Ursachen der geringen Größenvariabilität der Conjuganten im Vergleich mit der der Nichtconjuganten zu finden sucht,

die Meinung LISTER's (1906), daß diese geringere Variabilität davon abhängig ist, daß die Conjuganten zu einer einzigen Kategorie von Individuen, d. h. zu „Gameten", gehören, wogegen die ganze Population gewöhnlich ein heterogenes Konglomerat von Gameten, Tieren, die sich zur Verwandlung in Gameten vorbereiten und Nichtgameten darstellt. Ohne die Richtigkeit dieser Behauptung zu bestreiten, meint JENNINGS, daß die verhältnismäßig größere Variabilität der ganzen Population mit der Anwesenheit von Tieren auf verschiedenen Wachstumsstadien verknüpft ist, während die Conjuganten weder die frühesten noch die spätesten Wachstumsstadien enthalten sollen. Dementsprechend stellen Conjuganten eine gewisse streng begrenzte Wachstumsstufe, die in der Mitte zwischen zwei Extremen liegt, vor

Die wirkliche Ursache liegt in der Kombination der beiden angeführten Gründe.

Meine Beobachtungen sprechen dafür, daß die Präconjuganten eine besondere Individuengeneration im Lebenscyclus der Infusorien bilden, welche sich von den Generationen der neutralen Individuen unterscheidet. Andererseits entsteht diese Generation vermittels einer progamen Teilung der neutralen Tiere, wobei kein Anwachsen der Teilungsprodukte bis zur normalen Größe erfolgt — in diesem Sinne stellen Conjuganten nur eine ganz bestimmte Wachstumsphase (wie es auch JENNINGS glaubt) dar.

„Assortative mating", d. h. die Gleichheit der Größe beider Conjuganten eines Paares wird bei *Paramaecium* nach PEARL, den JENNINGS im allgemeinen bestätigte, dadurch bedingt, daß gewöhnlich nur solche Exemplare dauernd conjugieren, bei welchen die Mundöffnungen nach dem Zusammenkleben der Tiere mit vorderen Enden genau gegeneinander zu liegen kommen. Indem der Abstand vom vorderen Körperpol bis zum Munde nur bei Individuen von annähernd derselben Körperlänge gleich ist, entstehen auf die oben beschriebene Weise sozusagen „ausgewählte", „assortierte" Pärchen.

Bei allen von mir untersuchten Ciliaten fällt der soeben genannte Grund für Conjugantenkorrelation weg, weil das Zusammenkleben der Tiere nur auf ihren vorderen Körperpol begrenzt ist, und doch bleibt die Korrelation bei den meisten Arten bestehen (*D. triloricatum, D. ecaudatum, D. bubalidis, D. gracile*). Wenn man sich auch in diesen Fällen mit einer analogen Erklärung begnügen will, so muß man voraussetzen, daß bei Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden hauptsächlich solche Tiere conjugieren, bei welchen der Durchmesser des Vorderpols gleich ist, was weiter auch die Längekorrelation der Conjuganten nach sich ziehen kann. Aber auch diese Erklärung,

wenn sie auch glaubwürdig erscheint, wird von einigen Tatsachen widerlegt. Es sind nämlich bei *Cycloposthium* zwei Sorten Präconjuganten vorhanden. Die einen stellen das vordere Teilprodukt der progamen Teilung, während die anderen das hintere; dabei sind die hinteren Tochtertiere stets etwas kürzer als die vorderen, wie es aus der beigegeben Tabelle zu ersehen ist:

Klassen:	45 μ	50 μ	55 μ	60 μ	65 μ	70 μ	
Vordere Präconjuganten:		10	7	24	4	5	= 50 Stück
Hintere Präconjuganten:	8	25	8	9			= 50 Stück

Wenn jetzt die Tiere zu conjugieren beginnen, so vereinigen sich gleichgültig vordere mit vorderen (25 Proz.), hintere mit hinteren (25 Proz.) und vordere mit hinteren (50 Proz.), wogegen nach der oben ausgesprochenen Erklärung nur die ersten 2 Fälle zutreffen würden. Somit zeigt uns *Cycloposthium* erstens, daß der Durchmesser des Vorderpoles keine Wirkung auf die Vereinigung der Tiere übt; zweitens aber, daß es Arten gibt, bei welchen keine ausgeprägte „assortative mating“ sich bemerkbar macht.

Noch weiter geht es bei *O. janus*, wo man von einer negativen Korrelation der Conjuganten reden kann. Obwohl nun nämlich die Conjugation zwischen Macroconjuganten von *O. janus* möglich ist, so findet man doch in 85 Proz. der Fälle, daß sich ungleichartige Tiere, d. h. Microconjuganten mit Macroconjuganten, vereinigen. Solche Prävalenz heterogamer Pärchen über homogame erlaubt uns bei *O. janus* auch eine „assortative mating“, aber ganz verschiedener Art zu erblicken, indem hier die Auslese zur Vereinigung der verschieden großer Tiere führt. Aus dem oben gesagten ersehen wir, daß die Erklärung der „assortative mating“, welche von Pearl und Jennings für *Paramaecium* angeführt ist, für parasitische Infusorien nicht zutrifft, was ihre Richtigkeit auch für *Paramaecium* in Zweifel stellt.

Einige Forscher (Pearl und Jennings bei *Paramaecium*, Enriques bei *Chilodon*) beschreiben manche Größen- und Formveränderungen der Partner, welche während der Conjugation vor sich gehen. Jennings wirft sogar die Frage auf, ob vielleicht die Conjugantenkorrelation teilweise gerade davon abhänge, weist aber später solche Möglichkeit ab. Die Anwesenheit einer derben Cuticula und eines Endoskelets schließt bei Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden die Möglichkeit etwaiger Körperveränderungen während der Conjugation aus.

§ 7. Gewöhnliche und progame Teilung.

Als eines der wichtigsten Resultate dieser Untersuchung sehe ich die Aufweisung einer besonderen Art von Teilungen, welche unbedingt vor dem Beginn der Conjugation stattfinden und durch mehrere morphologische Besonderheiten charakterisiert sind. Es sind die progamen Teilungen. Diese Teilungen führen zur Bildung besonderer Geschlechtsindividuen oder Präconjuganten, welche zur Conjugation schreiten können. Dementsprechend scheint mir der Lebenscyclus aller von mir untersuchten Ciliaten ein Generationswechsel von zwei Individuensorten darzustellen: vegetative oder neutrale Tiere, die durch gewöhnliche Teilung ungeschlechtlich sich vermehren, und Geschlechtstiere oder Präconjuganten, welche von den Neutralen stammen und das Endprodukt einer progamen Teilung darstellen. Nach der Conjugation kehren die Geschlechtstiere zum neutralen Typus zurück.

Jetzt wollen wir genau analysieren, welche Merkmale eine progame Teilung von einer gewöhnlichen und einen Präconjuganten von neutralen Tieren unterscheiden. Manche von diesen Merkmalen sind allen von mir studierten Arten eigen, wogegen andere nur für einzelne Spezies charakteristisch sind.

§ 8. Das Verhalten des Micronucleus während beider Teilungsmodi.

Das Verhalten des Mi bildet einen der eigenartigen Züge der progamen Teilung. Während einer progamen Teilung wird der Mi ungewöhnlich groß, indem er sich blasenartig aufbläht. Bereits R. Hertwig (1889) in seinem klassischen Werke „Über die Conjugation der Infusorien“ gibt für *Paramaecium* an, daß Individuen, die zur Conjugation schreiten, außerordentlich großen Mi besitzen (0,0075 mm im Durchmesser). In anderen Arbeiten, wie z. B. bei Prandtl (1907) über *Didinium*, bei Calkins und Cull (1907) und später bei Dehorne (1921) über *Paramaecium*, finden wir auch Hindeutungen auf die Mi-Vergrößerung bei Beginn der Conjugation. Hier aber, wahrscheinlich wegen des Mangels der genauen Beobachtungen an Präconjuganten, wird dieser Prozeß von den Autoren auf den Moment verlegt, wenn die Vereinigung der Tiere bereits erfolgt ist. So ist es niemandem gelungen bei freilebenden Infusorien genau die Prozesse der Mi-Vergrößerung, welche den Beginn der geschlechtlichen Vermehrung andeuten, zu verfolgen.

Meine Beobachtungen weisen ganz sicher darauf hin, daß das Anschwellen von Mi stets während der progamen Teilungen geschieht.

Wie aus manchen Präparaten von *O. janus* zu ersehen ist, beginnt die Vergrößerung des Mi bereits im Stadium der Äquatorialplatte der progamen Teilung, wird aber auf späteren Stadien immer deutlicher. So zeigt die Vergleichung von 2 Tieren auf ein und derselben Teilungsphase und zwar bei Beginn der Bildung zweier Tochterplatten, daß der Mi bei einer progamen Teilung 4—5 mal den Mi einer gewöhnlichen Teilung an Volum übertrifft. Auf noch späteren Stadien des Auseinanderrückens beider Tochtermicronuclei vermindert sich bei gewöhnlicher Teilung das Volum des letzteren, wogegen bei progamer er sich sichtbar weiter vergrößert, so daß der progame Tochtermicronucleus (Taf. 12 Fig. 6) etwa 100 mal so groß ist wie der gewöhnliche (Taf. 12 Fig. 4). Dieselben Volumverhältnisse werden auch zwischen den Mi der Präconjuganten (d. h. nach Vollendung der progamen Teilung) und denen der neutralen Tiere erhalten (Taf. 12 Fig. 1 und 8).

Bei *D. gracile* (Textfig. E—L) scheinen die Tochtermicronuclei bei progamer Teilung sehr bedeutend solche bei der gewöhnlichen Teilung zu übertreffen; dasselbe gilt auch für *D. triloricatum* und *Cycloposthium*.

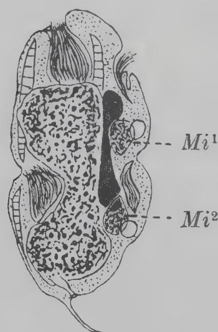


Fig. E.

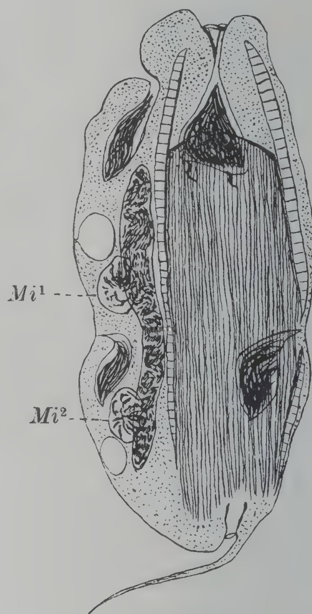


Fig. F.

Fig. E. *Diplodinium gracile.* Progame Teilung der Rasse A; spätes Stadium. *Mi* vollkommen geteilt. Bereits zwei adorale und zwei dorsale Membranellenzonen vorhanden. Von der linken Seite gesehen. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. F. *Diplodinium gracile.* Progame Teilung der Rasse B, von der rechten Seite gesehen; spätes Stadium. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Der Vergrößerung des Mi geht bei progamer Teilung seine weniger intensive Färbbarkeit mit Kernfarbstoffen parallel: er wird immer blasser (Taf. 12 Fig. 5, 6; Taf. 15 Fig. 31, 33). Dieser Umstand zwingt R. HERTWIG zu richtigem Schlusse, daß das Anschwellen des Mi nicht durch dessen Bereicherung an Chromatin begleitet wird, indem die Menge des Chromatins dieselbe wie früher bleibt. Nach der Meinung mancher Forscher, welcher ich voll-

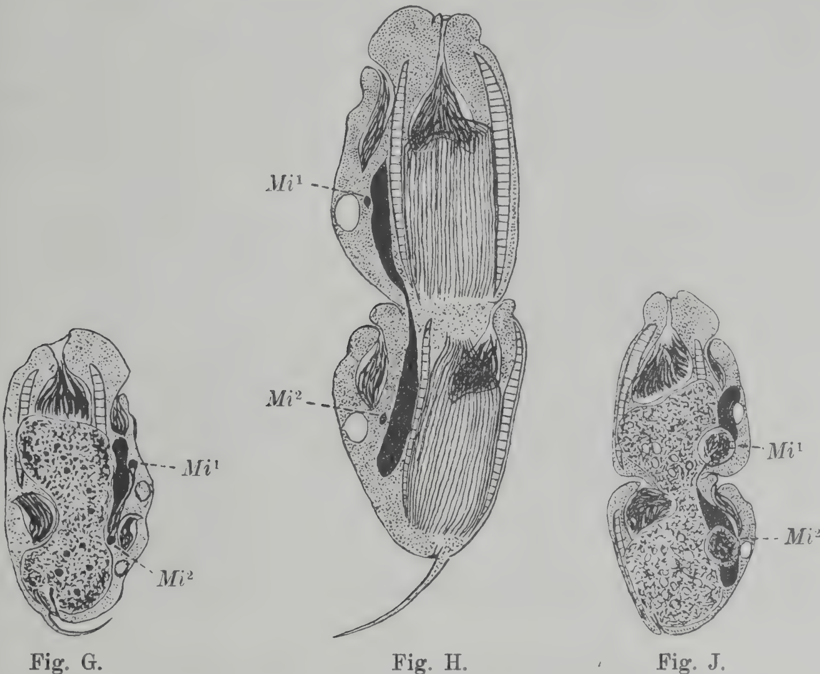


Fig. G. Fig. H. Fig. J.

Fig. G. *Diplodinium gracile.* Gewöhnliche Teilung der Rasse A. *Mi* an den Enden eines langen Verbindungsstranges. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. H. *Diplodinium gracile.* Gewöhnliche Teilung der Rasse B, von der rechten Seite gesehen. Sehr spätes Stadium. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. J. *Diplodinium gracile.* Progame Teilung der Rasse C, von der linken Seite gesehen. Sehr spätes Stadium. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

kommen zustimme, erfolgt die rasche Vergrößerung des Mi dadurch, daß er vom umgebenden Plasma große Mengen Flüssigkeit imbibiert. Oft sehen nämlich die aufgeblähten Mi ganz wie dünnwandige mit Flüssigkeit gefüllte Blasen aus. Beim Fixieren der Tiere bleiben meist die Umrisse der angeschwollenen Mi nicht glatt, sondern schrumpfen die Mi, oder noch häufiger wird die Kernwand auf der einen Seite etwas eingekerbt, wie bei einer sich entleerenden Blase

(Taf. 15 Fig. 31, 33). Ein weiterer Unterschied zwischen der progamen und gewöhnlicher Micronucleusteilung besteht darin, daß bei der letzteren zwischen beiden Tochterkernen für eine geräumige Zeit ein langer Verbindungsfaden erhalten bleibt (Taf. 12 Fig. 3, 4, Textfig. G), wobei die Kerne selbst sehr weit voneinander rücken. Solche Teilungsbilder sind auch am Mi freilebender Infusorien sehr oft beobachtet worden, wobei die Mitte des Verbindungsfadens manchmal spindelförmig verdickt erscheint (*Paramaecium*). Bei progamer Teilung werden die Tochtermicronuclei sehr rasch vollkommen voneinander getrennt, der Verbindungsfaden fehlt, und außerdem bleiben die Tochterkerne viel näher zueinander als bei gewöhnlichen Teilungen liegen. Nur sehr selten (Taf. 12 Fig. 5) sieht man zwischen beiden Mi einen blassen achromatischen Strang, welcher aber sehr schnell zu vollem Schwund kommt.

Was die Entfernung zwischen den Tochtermicronuclei betrifft, so habe ich sie auf den mit Abbé'schen Apparat gemachten Zeichnungen der Infusorien (Oc. 4, Obj. Hom. Imm. 2 mm) mit dem Lineal in Millimetern bestimmt, um damit das Verhältnis der Entfernung zwischen Tochterkernen bei beiden Teilungsmodi kennen zu lernen. Dabei erhielt ich z. B. für die Endstadien der progamen Teilung bei *D. gracile* für den Abstand der Tochterkerne voneinander folgende Zahlen (bei verschiedenen Exemplaren gemessen): 15, 16, 15, 15 mm, für die gewöhnliche Teilung dagegen 21, 21, 22, 23 mm.

Bei *O. janus* ist der Unterschied viel bedeutender. Ich habe die Entfernung der Tochterkerne voneinander bei je 10 progamen und gewöhnlichen Teilungsstadien gemessen und folgende Zahlen dabei erhalten:

Gewöhnliche Teilung: 20, 33, 33, 36, 40, 42, 45, 54, 58, 65 mm.
Progame Teilung: 7, 8, 8, 8, 10, 11, 13, 21, 20, 21 mm.

Dabei gehörten die zwei letzten Ziffern der progamen Serie solchen Tieren, welche beinahe vollkommen auf zwei Tochterstücke zerfielen, d. h. auf den allerletzten Teilungsstadien sich befanden.

Ähnliche Resultate erhält man auch für *Cycloposthium*, wie aus der Vergleichung von zwei unten angegebenen Ziffernreihen zu erschließen ist.

Gewöhnliche Teilung: 16, 18, 26, 32, 34, 36, 36. 39, 39, 40, 41, 41, 42, 42, 43, 43, 43, 45, 45, 54
Progame Teilung: 15, 17, 18, 18, 19, 20, 21, 24, 24, 25, 26, 27, 27, 28, 28, 28, 29, 31, 33, 40
} Der Abstand zwischen Micronuclei für je 20 Exemplare in mm angegeben.

A priori kann der verschiedene Grad des Auseinanderrückens der Tochterkerne von zwei verschiedenen Ursachen bedingt sein.

Entweder rücken die Mi bei gewöhnlicher Teilung in der Tat viel weiter in der Richtung zu entgegengesetzten Polen des sich teilenden Tieres auseinander, als bei progamer. In solchem Falle muß dieser Umstand sich in der gegenseitigen Lage der Mi und der benachbarten Organellen abspiegeln. Oder die Mi bleiben bei beiden Teilungsmodi auf demselben Platz, so daß ihr stärkeres Auseinanderrücken bei gewöhnlicher Teilung nur durch mehr intensives Wachstum des Körpers im Bereich der Teilungszone hervorgerufen wird. Augenscheinlich finden beide Prozesse statt. In der Tat, wenn wir

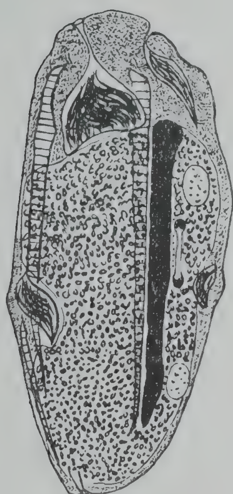


Fig. K.

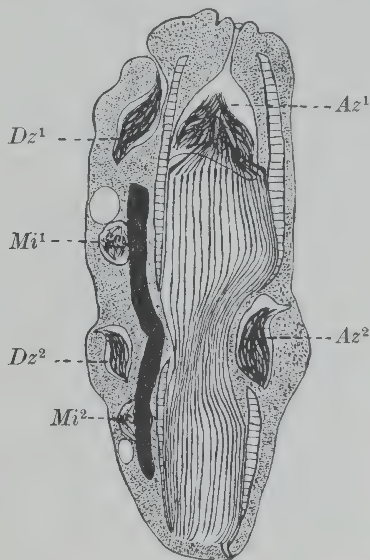


Fig. L.

Fig. K. *Diplodinium gracile.* Gewöhnliche Teilung der Rasse D, frühes Stadium; von der linken Seite gesehen. *Mi* hantelförmig; an seinem hinteren Ende rechts die Anlage der neuen dorsalen Membranellenzone. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. L. *Diplodinium gracile.* Progame Teilung der Rasse D; spätes Stadium, von der rechten Seite gesehen. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

ein sich in gewöhnlicher Weise teilendes Exemplar von *O. janus* studieren, finden wir auf späten Teilungsstadien, daß der vordere Tochtermicronucleus etwas mehr nach vorne als die vordere Vakuole, daß heißt bis an das Niveau der Basis von dorsalen Membranellen rückt (Taf. 12 Fig. 4). Der hintere Mi kommt auf dem Niveau der hinteren Vakuole zu liegen.

Dagegen liegt bei progamen Teilungen der vordere Mi genau auf dem Niveau der vorderen Vakuole und etwas hinter der dor-

salen Membranellenzone (Taf. 12 Fig. 5); der hintere Mi ist dabei etwas vor der hinteren Vakuole zu finden. Erst nach vollendeter Teilung werden die Lagebeziehungen zwischen dem Mi und anderen Organellen etwas geändert.

Außer der oben erwähnten Differenz rückt der hintere Mi bei gewöhnlicher Teilung immer etwas hinter das hintere Macronucleusende, wogegen er bei progamer Teilung stets vor dem hinteren Ende des Macronucleus zu liegen kommt. Es haben also die Tochterkerne bei beiden Teilungstypen eine ziemlich verschiedene Lage gegenüber den benachbarten Organellen, was auf ein stärkeres Auseinanderrücken der Mi selbst bei gewöhnlicher Teilung hinweist. Über die Beziehungen zwischen dem Abstand der Mi voneinander und der Intensität des Anwachsens des Tieres im Bereich der Teilungszone werden wir in einem weiteren Paragraphen berichten.

§ 9. Verhalten des Macronucleus während der Teilung.

Bei den meisten Spezies scheint die Macronucleusteilung während beider Teilungsmodi ähnlich zu verlaufen. So wird bei *O. janus* der Ma in beiden Fällen genau in der gleichen Weise in die Länge gezogen, wobei seine Microsomen reihenweise sich lagern, so daß der ganze Kern endlich eine faserige Struktur annimmt (Taf. 12 Fig. 4). Diese Fasern, aus Microsomenreihen zusammengesetzt, haben keinen geraden, sondern einen gewundenen Verlauf, und ziehen von einem Kernpol zum anderen. Oft machen sie den Eindruck, als ob sie in weiten Spiralen oder Schraubenlinien verlaufen. Manchmal ist der Kern selbst gewunden oder gefaltet. Die Länge und die Form des Kernes bleibt für beide Teilungstypen gleich: der Kern hat das Aussehen einer langen Spindel mit abgerundeten Enden. Es ist zu notieren, daß die oben erwähnte faserige Struktur des Ma bei weitem nicht in allen sich teilenden Exemplaren zu finden ist.

Die Durchschnürung des Ma erfolgt auch in gleicher Weise für beide Teilungsmodi.

Bei einigen Arten aber, so z. B. bei *Cycloposthium bipalmatum*, kann die Teilung des Ma als ein treffliches Unterscheidungsmerkmal zwischen dem progamen und dem gewöhnlichen Teilungstypus dienen. Der ruhende Ma von *Cycloposthium* hat die Form eines Hackens (Textfig. M, Taf. 15 Fig. 29), weil sein vorderes Ende ventralwärts gebeugt ist. Während der gewöhnlichen Teilung scheint die Substanz des Ma sich etwas gegen seine Mitte zusammenzuziehen: die

Mitte verdickt sich, die beiden Enden werden dünner, die vordere Knickung verschwindet, der Kern wird spindelförmig. Bei der Durchschnürung des Tieres bekommen beide Tochterindividuen gerade bandartige Kerne von beinahe derselben Form und Größe (Taf. 15 Fig. 30). Die progame Teilung des Macronucleus vollzieht sich in viel einfacherer Weise, und zwar durch eine einfache Durchschnürung des ruhenden Kernes, ohne daß er etwaige Vorbereitungen zur Teilung macht. Daher bekommen beide aus der Teilung entstehende Präconjuganten, der vordere und der hintere, Kerne von ganz verschiedener Gestalt. Bei dem vorderen Tochtertier behält der Ma (d. h. die vordere Hälfte des ruhenden Ma) eine hackenförmige Gestalt, beim hinteren hat er die Form eines geraden Bandes (Taf. 15 Fig. 31, 32, 33).

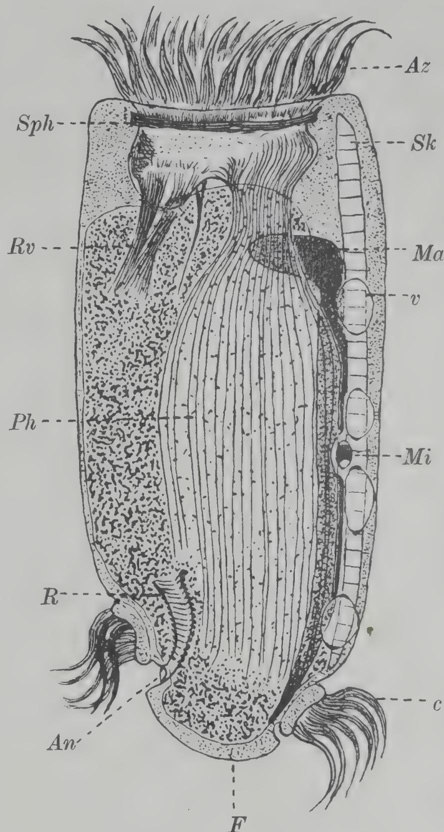


Fig. M.

Fig. M. *Cycloposthium bipalmatum.* Neutrales Tier, von der linken Seite gesehen. Adorale Membranellenzone ausgebreitet. *Ma* teils vom muskulösen Pharynx verdeckt. Vier Vakuolen. Am hinteren Körperende der gut ausgebildete halbmondförmige Fortsatz (*F*). Rectum (*R*) von Myonemen umfaßt. Skelettplatte. Comp. Oc. 4, hom. Imm. 2 mm.

§ 10. Gegenseitige Lage von Macronucleus und Micronucleus.

Während der gewöhnlichen Teilung verläßt der Mi niemals seine normale Lage, indem er etwas dorsal vom Ma liegen bleibt. Dieselbe Lage bekommt er auch bei den Tochtertieren, d. h. Neutralen, nach deren Lostrennung voneinander. Bei progamen Teilungen verlassen die angeschwollenen Tochtermicronuclei noch vor dem Schlusse der Teilung ihre normale Lage. So rücken die Mi

bei *O. janus* und *Cycloposthium*, für welche 2 Arten ich ein großes Material an Präconjuganten besitze, etwas ventralwärts, umgehen den Ma von der linken Seite und kommen links davon zu liegen (Taf. 15 Fig. 31). Außerdem wird bei progamer Teilung die für die Beherbergung von Mi dienende Auskerbung des Ma gänzlich verwischt, ohne nach dem Schlusse der Teilung erneuert zu werden. Folglich liegt der Mi der Präconjuganten, was für die letzte charakteristisch ist, stets links vom Ma, ohne eine tiefe Auskerbung in demselben zu bilden (Taf. 15 Fig. 33, Taf. 12 Fig. 7, Taf. 18 Fig. 66).

§ 11. Die Formveränderung des Macronucleus bei Präconjuganten.

Die Form des bei Geschlechtstieren vorhandenen Ma kann bei manchen Spezies von der der neutralen Individuen verschieden sein. Und zwar ist das bei *Cycloposthium bipalmatum* und *O. janus* der Fall. Bei *Cycloposthium* ist dieser Unterschied direkt vom Durchschnürungsmodus des Ma bei progamer Teilung beeinflußt. Die Neutralen haben, wie gesagt, bei *Cycloposthium* einen hackenförmigen Ma mit sehr langem hinteren Schenkel (Textfig. M).

Von den Präconjuganten behalten einen solchen nur die vorderen Tochtertiere der progamen Teilung, wobei der ausgezogene Schenkel des Ma (infolge der ausgeführten Abschnürung der hinteren Hälfte des alten Ma) relativ viel kürzer als bei Neutralen erscheint (Taf. 15 Fig. 32). Dagegen nimmt bei den hinteren Präconjuganten der Ma eine gerade bandartige Form (Taf. 15 Fig. 33).

Bei *O. janus* behalten die Macropräconjuganten (d. h. die vorderen Tochtertiere der progamen Teilungen) die normale, zitronenähnliche Gestalt des Ma (Taf. 12 Fig. 8) der neutralen Individuen. Dagegen bekommt bei Micropräconjuganten der Ma eine länglichovale beinahe wurstförmige Gestalt (Taf. 12 Fig. 7, 9).

D. gracile, *D. ecaudatum*, *D. triloricatum* und *D. bubalidis* zeigen keine Veränderung der Form des Ma bei Präconjuganten.

§ 12. Die Größe der sich gewöhnlich und progam teilenden Tiere.

Wie erwähnt, sind bei sämtlichen Spezies die Präconjuganten etwas kleiner als die Neutralen. Dieser Unterschied ist bereits während der entsprechenden (d. h. progamen oder gewöhnlichen)

Teilungen angedeutet. Um das festzustellen, habe ich genaue Messungen der Körperlänge von *O. janus* und *Cycloposthium*, die auf letzten Stadien der progamen resp. gewöhnlichen Teilung sich befanden, vorgenommen. Dabei fand ich, daß aus 2 Serien von *O. janus* von je 15 Stück die Serie der progam sich teilenden Tiere den Mittelwert von 143 mm (wie oben, nach den mit Hilfe von Zeichenapparat gemachten Umrissen gemessen), die Serie der Tiere in gewöhnlicher Teilung den Mittelwert von 150 mm aufwiesen. Bei *Cycloposthium* ist der Unterschied noch erheblicher, und zwar gab eine Serie von 20 progamen Teilungsstadien den Mittelwert von 105 mm, wogegen eine solche der gewöhnlichen Teilungsstadien einen Mittelwert von 123 mm. Dasselbe wird auch bei *D. gracile* (Textfig. E, F, G, H, K, L) beobachtet, so daß augenscheinlich der soeben erwähnte Unterschied allen Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden gemein ist.

Meine Untersuchungen zeigen deutlich die Ursache der geringeren Größe der progam sich teilenden Tiere. Sie liegt darin, daß während progamer Teilung das Körperwachstum beträchtlich verlangsamt ist, so daß sogar manche Organellen, welche in den Tochtertieren nach der Teilung neugebildet werden müssen, in der Tat nicht rekonstruiert werden. Während gewöhnlicher Teilung dagegen wird ein reges Körperwachstum, welches in der Teilungszone zwischen beiden Tochtertieren besonders intensiv ist, beobachtet.

Gewöhnlich werden die kleineren Dimensionen der Präconjuganten durch rasch nacheinander folgende Hungerteilungen, zwischen welchen die Wachstumsperiode ausfällt, erklärt.

Bei solchen Formen aber, wo es nur eine progame Teilung gibt, sind, wie wir gesehen haben, die Größenunterschiede schon während der progamen Teilung durch die Verlangsamung der Wachstumsrate erzeugt. Von derselben Verlangsamung wird auch das schwache Auseinanderrücken der Tochtermicronuclei bei progamer Teilung bedingt. Am besten kann das rege Wachstum der in gewöhnlicher Weise sich teilenden Individuen an *Cycloposthium* nachgewiesen werden. Hier finden wir die für neutrale Tiere normale Zahl der kontraktilen Vakuolen (4—5) auf allen Stadien der progamen Teilung erhalten, wogegen sie während der gewöhnlichen Teilung bis auf 6 steigt, was von der partiellen Neubildung der den Tochtertieren fehlenden Vakuolen abhängt. Diese Neubildung zeigt uns gerade, daß während gewöhnlicher Teilung intensive Wachstums- und Rekonstruktionserscheinungen stattfinden.

§ 13. Das Verhalten der kontraktilen Vakuolen während beider Teilungsmodi.

Als eines der Unterscheidungsmerkmale zwischen Präconjuganten und Neutralen kann auch die Vakuolenzahl dienen. Bei allen von mir untersuchten Ophryoscoleciden findet man im neutralen Zustand zwei hintereinanderliegende Vakuolen, die links vom Kern auf der dorsalen Körperseite sich befinden. Für eine ganze Reihe von Spezies (*O. janus*, *D. gracile*, *D. ecaudatum*) bin ich im Stande, zu behaupten, daß jeder Präconjugant anstatt zweier, nur eine Vakuole, welche er bei der progamen Teilung vom Muttertier bekommen hat, besitzt (Taf. 12 Fig. 7, 8, Textfig. B). Die zweite Vakuole fehlt nicht nur bei Präconjuganten. sondern auch während der Conjugation, um bei Exconjuganten neugebildet zu werden. Augenscheinlich gilt dieselbe Regel auch für die übrigen Ophryoscolecidae, obwohl mir leider für solche Behauptung noch kein genügendes Material vorliegt.

Bei *Cycloposthium* besitzt ein neutrales Tier (Textfig. M) 4—5 Vakuolen. Mir scheint, daß diese Zahl sogar noch mehr konstant und auf 5 zu setzen ist, während bei Exemplaren mit 4 Vakuolen die fünfte einfach in der Systole sich befindet und daher schwer auf Präparaten zu konstatieren ist. Wiederholte Angaben, daß *Cycloposthium bipalmatum* mit 6—7 Vakuolen versehen ist, sind insoweit irrig, als sie nur mit den Tieren in verschiedenen Stadien einer gewöhnlichen Teilung (deren Anfangsphasen oft gar nicht leicht zu erkennen sind) zu tun haben. Das normale Artsmerkmal ist aber — 5 Vakuolen.

Während einer progamen Teilung (Taf. 15 Fig. 31) wird diese Zahl in den weitaus meisten Fällen ohne Veränderung beibehalten, wobei das vordere Tochtertier deren 3, das hintere — 2 bekommt. Von den 30 darauf genau studierten progamen Teilungen besaßen 24 je 5 Vakuolen, die übrigen 6 wiesen aber in beiden Tochtertieren je 3, also im ganzen 6 Vakuolen auf.

Bei gewöhnlicher Teilung (Taf. 15 Fig. 29) wird die Vakuolenzahl normal bis auf 6 (25 Tiere von den 30 darauf untersuchten), manchmal vielleicht sogar bis auf 7 gehoben, weil während dieser Teilung, wie gesagt, intensive Wachstums- und Rekonstruktionsprozesse stattfinden.

Wir sehen also, daß die Präconjuganten von *Cylcoposthium* entweder 3 (die vorderen, Taf. 15 Fig. 32) oder 2—3 (die hinteren,

Taf. 15 Fig. 33) Vakuolen besitzen und darin von den neutralen Tieren (mit 4—5 Vakuolen) leicht zu unterscheiden sind.

§ 14. Andere Unterschiede zwischen progamer und gewöhnlicher Teilung.

Solche sind nur bei *O. janus* zu finden. Neutrale Tiere dieser Spezies (Taf. 12 Fig. 1) besitzen außer der adoralen Membranellenzone (Az) noch eine dorsale (Dz), welche außerordentlich weit nach hinten verschoben ist und etwa gegen die Mitte der gesamten Körperlänge zu liegen kommt. Ein gut entwickeltes Endoskelet ist in einer Art aus Waben zusammengesetzten Platte vorhanden. Letztere (Sk) kommt unter der Cuticula zu liegen, wobei sie in der vorderen Körperhälfte das ganze Tier kragenartig umschließt, so daß ihre Ränder auf der dorsalen Seite aneinanderstoßen und hier eine Naht bilden. Was die hintere Körperhälfte betrifft, so verläßt hier der linke Rand der Platte die Körperoberfläche, um den Pharynx, welcher sich nach hinten allmählich verjüngt, zu umfassen; dieser Teil der Skelettplatte wird von mir als „Flügel“ bezeichnet (Taf. 12 Fig. 4). An der inneren Wand des von der Skelettplatte umschlossenen Pharynx verlaufen Längsmyoneme (Taf. 12 Fig. 1, Phm), welche sich am Niveau des vorderen Körperdrittels unter scharfem Winkel von der Skelettplatte abtreten, um, zur Mittelachse des Körpers konvergierend, eine Art von Kegel oder Zelt (D), das von mir als „Diaphragma“ bezeichnet wird, zu bilden. Am vorderen schmalen Ende des Diaphragmas befindet sich der Mund.

Zusammen mit der dorsalen Membranellenzone sind auch mehrere andere Organellen in die hintere Körperhälfte verdrängt: der zitronenähnliche Ma mit dem Mi, beide Vakuolen (die vordere viel größer als die hintere). Das hintere Körperende ist mit einem langen und dünnen Schwanzstachel versehen, an dessen Basis etwas dorsal der After liegt (Taf. 12 Fig. 4, An).

Bereits auf frühen Stadien einer gewöhnlichen Teilung, wenn der Mi noch in Bildung einer Äquatorialplatte begriffen ist, wird im hinteren Tochtertier eine deutliche Anlage einer neuen Skelettplatte gebildet (Tafel 12 Fig. 2, Sk), während das vordere Tochterindividuum das Skelett des Muttertieres erhält. Entsprechend dem Fortschreiten der Teilung wird das Skelett des hinteren Tieres immer deutlicher (Taf. 12 Fig. 4, Ska), so daß schließlich wieder zwei typische neutrale Individuen zustande kommen.

Bei progamer Teilung wird im hinteren Sprößling gar keine Skelettanlage gebildet, so daß das hintere Tier sich in dieser Hin-

sicht von Grund aus vom vorderen unterscheidet (Taf. 12 Fig. 6). Außerdem entsteht die Trennungsfurche zwischen beiden Sprößlingen weit hinter der Körpermitte, was zu einer stark ausgeprägten Ungleichheit der Teilung führt: das vordere Tochtertier ist etwa anderthalbmal so groß wie das hintere. Auch bei gewöhnlicher Teilung ist der hintere Sprößling anfangs kleiner, aber er wächst noch während des Teilungsprozesses erheblich nach. Bei progamen Teilungen dagegen wird die Ungleichheit der Tochtertiere auch nach Beendigung der Teilung erhalten: es entstehen Micro- und Macroconjuganten.

Die Abwesenheit des Endoskeletts bei Microconjuganten bringt auch manche andere Bauveränderungen mit sich. Die Umrisse der vorderen Körperhälfte, welche bei Macroconjuganten und Neutralen, wo die Cuticula durch die Skelettplatte angespannt ist, eben und glatt erscheinen, werden hier uneben und sogar gefaltet (Taf. 12 Fig. 9, Taf. 14 Fig. 22 bei Microconjuganten). Der pharyngeale wandständige Muskelmantel schrumpft durch Verlust seiner Ansatzstellen (d. h. der Skelettplatte), dazu genötigt, zusammen und bildet einen schmalen, nur schwach sich nach hinten erweiternden Kegel ohne jegliche Diaphragmadifferenzierung (Taf. 12 Fig. 7, 9).

Es besteht noch ein Unterschied zwischen beiden Präconjugantensorten, welcher den Schwanzstachel betrifft. Microconjuganten bekommen bei progamer Teilung natürlich den langen und dünnen Stachel des Muttertieres, welcher bei relativ kleiner Größe des Microconjuganten noch länger erscheint. Der Macroconjugant dagegen erhält beim Schluß der progamen Teilung einen außerordentlich kurzen und dicken Stachel, welcher manchmal mehr an einen zugespitzten Buckel erinnert. So schwankt die Stachellänge der Macroconjuganten (an 10 Stück gemessen) zwischen 10—17 mm (wie oben mit Lineal an Zeichnungen gemessen) mit dem Mittelwert von 11 mm; bei Microconjuganten variiert die Stachellänge zwischen 30—47 mm, mit dem Mittelwert von 38 mm. Dieses Merkmal allein genügt, um sofort einen Macroconjuganten von neutralen Tieren zu unterscheiden (vgl. Taf. 12 Fig. 1 und Fig. 8).

Alles in allem können wir für *O. janus* folgende Tabelle (S. 309) der Unterscheidungsmerkmale von neutralen Tieren, Micro- und Macropräconjuganten zusammenstellen.

§ 15. Nahrungseinschlüsse in Präconjuganten.

Die meisten Darminfusorien der Huftiere fressen Cellulosepartikeln und kleine Grassplitter, die der Nahrung des Wirtes ent-

	Neutrale	Macro-präconjuganten	Micro-präconjuganten
Körperlänge	90—150 μ	90—110 μ	60—90 μ
Micronucleus	klein	angeschwollen	angeschwollen
Lage des Mi	dorsal vom Ma in dessen Einkerbung	links vom Ma, neben dem letzteren	links vom Ma, neben dem letzteren
Macronucleus	zitronenförmig	zitronenförmig	länglich-oval
Endoskelett	vorhanden	vorhanden	fehlt
Umrisse der vorderen Körperhälfte	glatt	glatt	uneben
Pharynxmyoneme	bilden ein Diaphragma	bilden ein Diaphragma	kein Diaphragma vorhanden
Schwanzstachel	lang und dünn	kurz und dick	lang und dünn
Vakuolen	zwei	eine	eine

nommen sind. Außerdem können ihnen auch Pilzsporen, Stärkekörner, Bakterien und Infusorien als Nahrung dienen.

Es ist von Interesse, zu verfolgen, ob und in welchem Grad die Verdauungsfunktionen bei Präconjuganten und während der Conjugation erhalten bleiben. Bei den meisten Arten *(D. gracile, D. triloricatum, D. ecaudatum, O. janus, Isotricha)* vermißt man bei Präconjuganten und Conjuganten jegliche Nahrungseinschlüsse, bei anderen werden die Tiere niemals ohne Nahrung getroffen. Dies finden wir bei *Cycloposthium* und besonders bei *D. bubalidis.* Sämtliche Conjuganten von *D. bubalidis* (Textfig. N—P) sind von großen Nahrungspartikeln vollgepfropft, so daß man sich wundern muß, wie es den Micronuclei im Wirrwar der Grassplitter während der Conjugation ihre Teilungsprozesse zu vollziehen gelingt.

Es bereiten sich also bei manchen Spezies die Präconjuganten zu geschlechtlichen Prozessen durch Fasten vor, worin sie sich von Neutralen unterscheiden. Bei anderen ruft der Eintritt der Conjugation gar keine Veränderungen in ihrer Lebensweise hervor.

Mir scheint, daß dieser Unterschied von verschiedenem Reichtum der Präconjuganten an Reservestoffen bedingt ist. Bei solchen Arten, welche eine Menge von Paraglykogenkörner in ihrem Plasma aufspeichern *(O. janus, D. triloricatum, D. ecaudatum)* genügt dieser Reservestoff für die ganze Dauer der Conjugation, warum auch die Präconjuganten dieser Spezies keine Nahrung aufzunehmen genötigt sind. Bei solchen Arten dagegen, welche sozusagen von Tag zu Tag leben, ohne Reservestoffe zu bilden, wird die Nahrung auch

auf Präconjugantenstadien im Plasma erhalten um scheinbar während der Conjugation utilisiert zu werden.

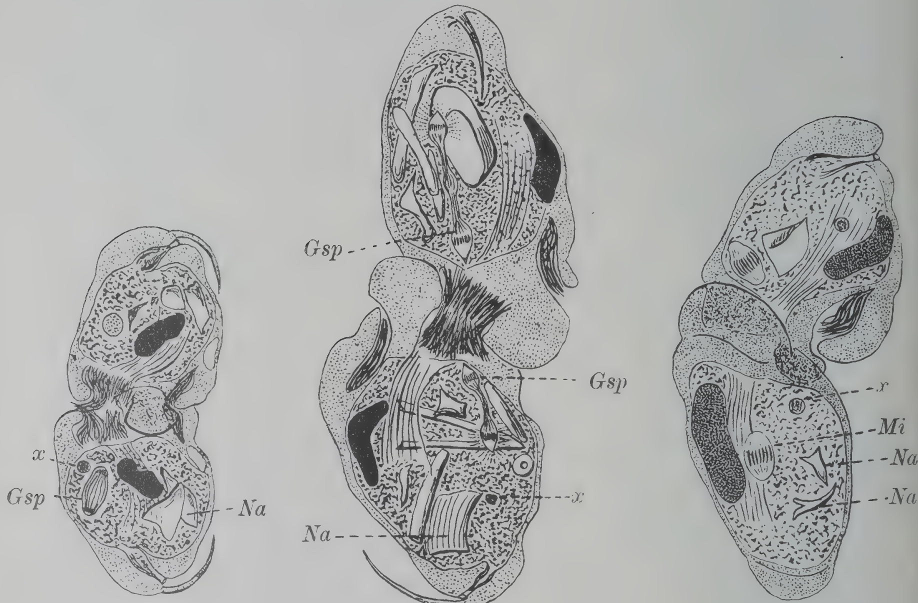


Fig. N. *Diplodinium bubalidis*. Conjugation der Rasse A. Der eine *Mi* tonnenförmig (im oberen Conjuganten von einem Pol gesehen), der andere (*x*) im Absterben begriffen. *Na* = Nahrung. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. O. *Diplodinium bubalidis*. Conjugation der Rasse B. Der bleibende *Mi* hat eine Spindel gebildet, welche die beiden Pronuclei liefert. Die Tiere sind von großen Nahrungsstücken (*Na*) vollgepfropft. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm

Fig. P. *Diplodinium bubalidis*. Conjugation der Rasse C. Dasselbe Stadium wie in der Fig. N. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

§ 16. Allgemeine Schätzung der Unterscheidungsmerkmale der Präconjuganten.

Wir wollen jetzt sehen, welche Bedeutung die vielfachen Veränderungen haben können, welche Präconjuganten erleiden. Ihrem Schicksal nach zu urteilen, sind die Präconjuganten als geschlechtsreife Tiere zu betrachten. In solchem Falle können wir den Übergang vom neutralen Zustand zu dem der Präconjuganten als eine Erreichung der Geschlechtsreife uns vorstellen. Wie bekannt, erinnern die Conjugationsprozesse der Infusorien sehr stark an die Geschlechtsprozesse bei mehrzelligen Organismen. Diese Ähnlich-

keit erlaubt uns auch in den Erreichungserscheinungen der Geschlechtsreife bei Infusorien manche Parallele mit Metazoen zu suchen. Die Erreichung der Geschlechtsreife wird bei mehrzelligen Organismen in zweierlei Merkmalen ausgeprägt. Einerseits ist sie durch Reifungsprozesse der Geschlechtszellen charakterisiert. Ihre Summe kann als „Reifungserscheinungen“ bezeichnet werden. Den Geschlechtszellen der Metazoen soll bei Infusorien, wie bekannt, der Mi entsprechen. Daraus folgt, daß alle Veränderungen, welche vom Mi während der Konjugation durchgemacht werden, den Reifungserscheinungen der Geschlechtszellen (oder genauer deren Kerne) bei Metazoen gleichgestellt werden können. Dabei findet die Richtungskörperbildung in der zweimaligen Micronucleusteilung seine Parallele. Doch beginnt die Reifung des Mi noch vor dem Anfang der Conjugation. Diese erste Andeutung der „Reifungserscheinungen“ soll im starken Anschwellen des Mi, welches der starken Kernvergrößerung in wachsenden Geschlechtszellen der Metazoen gleichzusetzen ist, erblickt werden. Dieses wichtige Vorbereitungsstadium ist bei allen von mir untersuchten Ciliaten im Präconjugantenzustand vorhanden.

Eine andere Kategorie von Erscheinungen, die zur Geschlechtsreife führen, kann als Erwerbung sekundärer Geschlechtsmerkmale zusammengefaßt werden. Bei den meisten Metazoen erwirbt der Organismus zur Zeit der Geschlechtsreife eine Reihe von Merkmalen, welche für den ausgewachsenen Zustand des Tieres bezeichnend sind. Diese Merkmale können zur sexuellen Sphäre gehören, können aber auch gar keinen Zusammenhang damit haben. Für verschiedene Gattungen, ja sogar für verschiedene Arten derselben Gattung können diese Merkmale verschieden sein. Ihre Summe schafft für den Organismus den Zustand der „Pubertät“. Die oben genannten Reifungserscheinungen walten nur in den Geschlechtszellen des Organismus, wogegen die Pubertät den Organismus als ganzes, geschlechtsreif macht. Obwohl man bei hermaphroditischen Organismen von den sekundären Geschlechtsmerkmalen nur cum grano salis reden mag, so scheint es mir doch, als ob die vielfachen Veränderungen, welche vor der Conjugation sich am Ma und anderen Organellen die Infusorien abspielen und zur Bildung der Präconjuganten führen, gerade der Erwerbung sekundärer Geschlechtsmerkmale bei mehrzelligen Organismen entsprechen. Ich rechne zu dieser Kategorie auch die Macronucleusveränderungen, weil dieser ein somatisches Element darstellt und keine Beziehung zu den Geschlechtsprozessen hat.

Bei der soeben erwähnten Deutung wird es uns nicht befremden, wenn wir die Veränderungen bei den Präconjuganten verschiedener Spezies nicht genau in derselben Weise und Stärke ausgeprägt finden, weil dasselbe auch für die sekundären Geschlechtsmerkmale bei Metazoen gilt.

Damit stellen die Präconjuganten meiner Meinung nach geschlechtliche Individuen dar, welche Geschlechtsreife erreicht haben. Sie sind als ein ganz besonderes Glied des Ciliatenlebenscyclus zu betrachten und unterscheiden sich prinzipiell von neutralen Individuen. Nur solche reife Individuen können zur Conjugation schreiten.

Die Erwerbung der Geschlechtsreife wird bei Metazoen als ausgewachsener Zustand des Organismus gedeutet. Eine gewisse Analogie damit können wir auch bei Ciliaten finden. Hier spielen Präconjuganten die Rolle der ausgewachsenen Individuen, wogegen sämtliche manchmal sehr zahlreiche Generationen der neutralen Tiere, welche zwischen zwei Conjugationen eingeschaltet sind, als junge, nicht geschlechtsreife Tiere gelten können. Diese Vergleichung erlaubt uns weiter die Frage über das Altern bei Infusorien von einem neuen Gesichtspunkt aufzuwerfen. Bei Metazoen beginnen alle Erscheinungen des Alterns erst nach der geschlechtlichen Vermehrung, und niemals vor der Erreichung der Pubertät. Darum scheint es mir auch für Infusorien unrichtig, das Altern vor dem Beginn der Conjugation, wie von vielen getan worden war, zu suchen. Alle der Conjugation vorangehenden Generationen sind logisch richtiger als junge, sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehrende Tiere zu betrachten. Präconjuganten und Conjuganten bilden den erwachsenen geschlechtsreifen Teil der Population. Wenn man weiter gehen und das Stadium des hohen Alters bei Infusorien finden will, so muß man es in der ersten Zeit nach Conjugation, im Exconjugationszustand suchen. Zu dieser Zeit nämlich geht der alte Ma, also das Äquivalent somatischer Kerne der Metazoen, zugrunde und wird völlig zerstört. Nur das alte Plasma bleibt bestehen, wogegen der ganze Kernapparat neugebildet wird. Hier sehe ich, im Einverständnis mit Goldschmidt, die Merkmale des Alterns, ja auch des Todes des Conjuganten. Nur bei Infusorien und darin liegt ihr fundamentaler Unterschied von den übrigen Organismen, entsteht das neue Individuum (oder deren mehrere, wenn wir Arten mit mehreren Plazenten berücksichtigen) unmittelbar auf dem alten plasmatischen Substrat. Hier liegt das Unbegreifliche — wir haben vor uns das Altern, den Tod, doch gibt es keine

Leiche, weil die Leiche, ohne zu erkalten, zu neuem Leben erweckt wird.

§ 17. Die Präconjugantenmerkmale haben einen regressiven Charakter.

Indem wir aufmerksam die Präconjugantenmerkmale durchmustern, bemerken wir, daß sie hauptsächlich keine Neubildungen darstellen, sondern eher als Resultat der unvollkommenen Entwicklung mancher Organellen, welche den neutralen Tieren eigen sind, entstehen. So nehmen wir *O. janus*, wo es besonders gut zu sehen ist, als Beispiel. Beide Sorten von Präconjuganten sind von geringerer Größe als die Nichtconjuganten. Eine der beiden Vakuolen fehlt ihnen gänzlich. Bei Microconjuganten fehlt auch das ganze Skelett, sowie die Differenzierung der pharyngealen Muskeln in ein Diaphragma. Endlich kann man auch die außerordentliche Kürze des Schwanzstachels bei Macroconjuganten als Folge einer nicht vollkommenen Entwicklung desselben auffassen. Dasselbe gilt auch für *Cycloposthium bipalmatum*.

Die beschriebene Organisationsvereinfachung der Präconjuganten, welche manchmal (bei *Leucophrys patula* nach Maupas) bis zu völligem Verlust der Mundöffnung gehen kann, sowie deren kleinere Dimensionen waren von manchen Forschern als eine Erinnerung aufgefaßt an den primitiven Charakter der Geschlechtsprozesse bei Infusorien, d. h. an Copulation, welche in der Art von Vereinigung kleiner, durch wiederholte Teilungen entstandenen Gameten bestand. Diese Vermutung scheint an sich ziemlich glaubwürdig, besonders wenn wir die geschlechtliche Vermehrung solcher Formen wie *Opalina* ins Auge fassen.

Ich muß aber ein anderes, physiologisches Moment anführen, welches bis zu einem gewissen Grade den Charakter der Präconjugantenmerkmale erklärt. Sie bestehen größtenteils im Mangel der Regeneration solcher Organellen neutraler Tiere, welche während der progamen Teilung bei beiden Tochtertieren verloren gehen. Die Zahl der Vakuolen wird nicht bis zur Norm ergänzt, das Skelett des hinteren Sprößling wird nicht neu gebildet usw. Dieser Umstand legt mir den Gedanken nahe, daß das Entstehen der soeben erwähnten Besonderheiten der Präconjuganten in der Tendenz für sie einen möglichst schnellen Eintritt der Conjugation zu schaffen seinen Grund hat. Und zwar ist es leicht zu ersehen, daß eine gewöhnliche Teilung für seine Vollendung viel mehr Zeit erfordert, als

eine progame. So müßte ein Micropräconjugant von *O. janus*, um die Organisationsstufe eines neutralen Tieres zu erreichen, das ganze Endoskelett sowie eine der Vakuolen rekonstruieren, was natürlich einen gewissen Material-, Energie- und Zeitaufwand erfordert. In der Tat aber entstehen die Präconjuganten der Ophryoscolecidae u. a. infolge einer sehr raschen einfachen Durchschnürung (progamen Teilung), nach deren Vollendung sie sofort conjugationsfähig sind. Daß es wirklich so ist, zeigt mir zum Beispiel *Isotricha*, wo manchmal das vordere Tochtertier einer progamen Teilung noch vor seiner Lostrennung vom hinteren, mit einem der herumschwärmenden fertigen Präconjuganten zu conjugieren beginnt.

§ 18. Gibt es Präconjuganten bei freilebenden Infusorien?

Alle von mir an parasitischen Infusorien gewonnenen Resultate erwecken den Gedanken, daß wir eine besondere Art von Teilungen und morphologisch sich von Neutralen unterscheidende Präconjuganten auch bei freilebenden Infusorien erwarten können, wo sie nur bis jetzt unbeobachtet geblieben sind. Und in der Tat findet man in der Literatur ziemlich viele Angaben, welche auf die Anwesenheit von Präconjuganten bei manchen parasitischen sowie freilebenden Infusorien hinweisen. Leider haben die meisten Forscher sich sehr wenig für die Prozesse, welche der Conjugation unmittelbar vorangehen, interessiert, indem sie ihre Beschreibungen nur vom Moment der Vereinigung der Conjuganten beginnen.

Nach alten Untersuchungen von Maupas (1888) wird bei *Leucophrys patula* die Conjugation von 4 (manchmal 5) schnell nacheinanderfolgenden Teilungen eingeleitet, welche zur Bildung von 16 (resp. 32) kleinen Individuen mit reduzierten Mundöffnungen führen. Besondere der Conjugation vorangehende „Hungerteilungen“ (nach R. Hertwig) werden von vielen Autoren beobachtet, es wird aber nirgends berichtet, ob sie zum Entstehen besonderer Individuen, die von den Neutralen sich unterscheiden, führen. Die „Hungerteilungen“ sind ohne jeden Zweifel als progame Teilungen zu deuten. M. Popoff (1908) hat sie sogar mit dem Namen von „gametenbildenden Teilungen“ belegt, wobei er sie als eine Erinnerung an altertümliche Verhältnisse ansieht, bei der die Infusorienvorfahren in eine Menge kleiner, zur Copulation bestimmter Gameten zerfielen. Es ist interessant, daß R. Hertwig (1889) bemerkt, daß bei Paramaecien, welche zur Conjugation schreiten, der Mi eine außerordentliche Größe er-

reicht (bis 0,0075 mm im Durchmesser). Augenscheinlich haben wir es hier mit Präconjuganten zu tun, bei welchen die Mi während der progamen Teilung angeschwollen sind.

Wie wenig Aufmerksamkeit bis jetzt den Vorbereitungen zur Conjugation geschenkt wurde, sieht man daraus, daß manche Forscher, die später als MAUPAS und R. HERTWIG an *Leucophrys* und *Paramaecium* gearbeitet haben, die Angaben der soeben genannten Gelehrten vollkommen unbeachtet lassen. So findet zwar PROWAZEK (1909) den Angaben MAUPAS entsprechend bei *Leucophrys* einen ausgesprochenen Dismorphismus (kleine und große Individuen von etwas verschiedenem Bau), stellt aber den Zusammenhang dieses Dimorphismus mit geschlechtlichen Prozessen in Abrede. CALKINS und CULL (1907) und später DEHORNE (1921) erwähnen mit keinem Worte in ihren Arbeiten über *Paramaecium* die Vorbereitungen zur Conjugation.

Gehen wir jetzt weiter. In seinen Experimenten an *Paramaecium caudatum* weist KASANZEFF (1901) darauf hin, daß infolge des Hungerns der Mi sich oft vom Ma lostrennt. Wenn wir die Scheidung des Mi vom Ma bei progamer Teilung mit jener Beschleunigung der Conjugation, welche, wie bekannt, das Hungern bei Infusorien ausübt, vergleichen, so drängt sich unwillkürlich der Gedanke auf, daß KASANZEFF es mit Präconjuganten von *Paramaecium* zu tun hatte, deren Bildung durch das Hungern der Kultur hervorgerufen worden war. Diese Deutung wird noch mehr dadurch unterstützt, das der vom Ma losgetrennte Mi sich nach KASANZEFF mehr als zweimal vergrößern und sich abrunden soll, indem er Vorbereitungen zur Teilung zeigt.

PRANDTL (1907) in seiner vortrefflichen Arbeit über die Conjugation von *Didinium* spricht zwar nichts von den Vorbereitungen zu geschlechtlicher Vermehrung, notiert aber, „die Nebenkerne scheinen sehr bald nach der Vereinigung der Tiere anzuschwellen, da ich in meinem sehr umfangreichen Material nur selten conjugierte Tiere mit noch unverändertem Habitus vorfand“. Da es bei *Didinium* mehrere Mi gibt, so ist es wahrscheinlich, daß auch in den zitierten seltenen Fällen einer davon bereits vor der Conjugation verändert war, aber der Beobachtung entging.

Viel Interessantes kann man in Hinsicht der Erklärung des Infusorienlebenscyclus von manchen vielkernigen Formen, wie *Loxodes* und *Trachelocerca* erwarten. Diese beiden Gattungen (s. LEBEDEW 1908, über *Trachelocerca* und BÜTSCHLI, JOSEF, KASANZEFF und ROSSOLIMO über *Loxodes*) sind durch einen wohl ausgeprägten Poly-

morphismus charakterisiert. Es sind nämlich bei ihnen zusammen mit mehrkernigen auch dreikernige (*Loxodes* — 2 Ma, 1 Mi), zweikernige (*Loxodes* — 1 Ma, 1 Mi) und einkernige (*Trachelocerca*) zu treffen. Nach den zu unserer Verfügung stehenden sehr dürftigen Angaben soll im Lebenskreis dieser Infusorien ein Generationswechsel der mehrkernigen mit den zweikernigen, resp. einkernigen Formen stattfinden. Dabei conjugieren bei *Loxodes* (nach Kasanzeff 1910) nur kleine, dreikernige Individuen, welche wir den Präconjuganten von *Ophryoscolecidae* zur Seite stellen können, wogegen die riesige vielkernige *Loxodes* den Neutralen entsprechen.

Eine gewisse Hindeutung auf Micronucleusveränderungen vor der Conjugation finden wir im Aufsatz von Enriques über *Chilodon*. „Der Mi ist bei Beginn der Conjugation gleichartig chromatisch“, schreibt Enriques, „wodurch er sich von dem der Nichtconjuganten (Neutralen mihi) Individuen unterscheidet“. Bei „normalen“ (neutralen mihi) Tieren dagegen ist der Mi nach Enriques in zwei Hälften, eine chromatinreiche und eine achromatische geteilt. Es ist nach dem Text von Enriques schwer zu entscheiden, ob der Autor die oben erwähnte Micronucleusveränderung bereits vor der Conjugantenvereinigung beobachtet hat.

In den Jahren 1914—1918 ist eine Reihe von Aufsätzen A. Russo's über die Conjugation bei *Cryptochilum echini* aus dem Darm von Seeigeln publiziert worden. Diese Form zeigt viele interessante Besonderheiten, welche wir später eingehender behandeln werden, indem wir an dieser Stelle nur mit der Erwähnung der zweifachen Teilungsart des Mi von *Cryptochilum* uns begnügen. Bei manchen Tieren („gametogeni puri“ nach Russo) rücken die Tochtermicronuclei während der Teilung an die entgegengesetzten Pole des Infusors, wobei sie lange Zeit durch einen langen Verbindungsfaden zusammenhängen. Dieser Faden wird später von beiden Mi abgelöst und im Plasma resorbiert. Bei anderen Individuen sind die Mi nur durch einen kurzen Strang, welcher bald zerreist ohne resorbiert zu werden und ohne sich in die Länge auszuziehen, verbunden. Eine außerordentliche Ähnlichkeit dieser Bilder mit den Erscheinungen der gewöhnlichen und progamen Teilung bei Ophryoscoleciden veranlaßt mich zu denken, daß der italienische Forscher, ohne das zu wissen, gerade beide diese Teilungstypen vor sich hatte. Seine eigene Deutung der einen Kategorie von Individuen als „reine Gametogenen“, während die andere als „unreine Gametogene“ erklärt werden, ist auf einer irrtümlichen Konzeption des ganzen Conjugationsprozesses basiert. Nach Russo

kommt nämlich bei der Conjugation keine Caryogamie vor, sondern nur ein Austausch von migrierenden Kernen.

Endlich haben im Jahre 1922 Chatton et Pérard bei Nicollelidae, besonders bei *Nicollella ctenodactyli* zahlreiche progame Teilungen und Bildung kleiner Tiere von etwas einfacherer Organisation als normale Infusorien beschrieben. Leider bleibt für diese Beobachtung die Deutung nicht ausgeschlossen, daß die genannten Forscher es mit verschiedenen Rassen derselben Spezies zu tun hatten.

Aus der gegebenen Literaturübersicht kann man, wie es mir scheint, ziemlich viele Angaben herauslesen, welche auf die Anwesenheit eines besonderen Präkonjugantenstadiums bei freilebenden Ciliaten hindeuten.

§ 19. Homogamie und Heterogamie.

Ich ziehe diese Benennungen denen der „Isogamie" und „Anisogamie" vor, weil die letzteren hauptsächlich auf die Größendifferenzen der Conjuganten hinzudeuten scheinen, wogegen es auch viele andere Unterschiede zwischen Conjuganten geben kann.

Eine deutliche und unzweifelhafte Heterogamie wurde bis jetzt nur für manche festsitzende Infusorien angenommen (Vorticellidae, *Spirochona*, Suctoria u. m. a.). Dabei wird in solchen Fällen der ganze Conjugationsprozeß verändert, welcher in eine „totale" Conjugation sich verwandelt, wobei einer der Partner zugrunde geht. Es entsteht hier also eine Differenzierung der Partner in männliche, welche nach Dobell (1914) das Äquivalent einer männlichen, und weibliche, die das Äquivalent einer weiblichen Gamete produzieren. Die Heterogamie wird hier von einer geschlechtlichen Differenzierung der Conjuganten begleitet.

Bei freibeweglichen Infusorien ist heterogame Conjugation nur sehr selten und dürftig beobachtet worden, wobei in der Mehrzahl der bekannten Fälle nur ein gewisser Teil der Pärchen heterogam erscheint. Mulsow (1913) berichtet für *Stentor*, daß etwa 50 Proz. der Pärchen aus Individuen verschiedener Größe besteht, wobei manchmal der Größenunterschied zwischen den Partnern sehr beträchtlich ist. Doflein (1907) hat schon früher dasselbe für *Paramaecium putrinum* gefunden, für welche Spezies er mit gewisser Vorsicht eine beginnende geschlechtliche Differenzierung vermutet. Enriques (1908) beschreibt für *Chilodon uncinatus* sehr eingehend die Unterschiede zwischen beiden Komponenten eines Pärchens. Einer der Conjuganten, und zwar immer der rechte, ist größer, als

der andere; außerdem ist der Mund des kleineren Tieres von der linken auf die rechte, d. h. dem Partner zugekehrte Seite des Körpers verschoben. Merkwürdigerweise scheinen nach den Angaben von Enriques diese Unterschiede erst nach dem Eintreten der Conjugation, nicht aber vorher zu entstehen. Zwar existiert bereits vor der Conjugation ein geringer Größenunterschied zwischen beiden Partnern, doch steigt er beträchtlich während der Dauer der Conjugation dadurch, daß das vordere Ende des kleineren Tieres etwas nach hinten abgebogen wird. Enriques sucht die Conjugantenunterschiede durch eine eigenartige sexuelle Differenzierung zu erklären, indem er die beiden Partner als „Hemisexe" benennt: der kleinere männliche und der größere weibliche Hemisex. Leider fehlt bei ihm eine genaue Definierung, was eigentlich unter dem Namen „Hemisex" zu verstehen ist.

Nachdem eine sexuelle Differenzierung bei *Paramaecium*, die einst von Calkins (1902) und Cull (1907) auf Grund verschiedener Lebenszähigkeit beider Exconjuganten eines Paares angenommen wurde, später von Jennings und Lashley wiederlegt worden war, wird die Frage von der Ungleichwertigkeit der Conjuganten von neuem von Zweibaum (1921) aufgeworfen. Bei der Berechnung der in Conjuganten von *Paramaecium* vorhandenen Glykogenmenge fand Zweibaum, daß etwa bei 70 Proz. aller Pärchen der eine Partner erheblich reicher an Glykogen war als der andere. Von den übrigen 30 Proz. der Pärchen enthielten bei 15 Proz. beide Conjuganten eine annähernd gleiche Quantität von Glykogen, während bei den anderen 15 Proz. das Glykogen vollkommen bei beiden Partnern fehlte. Auf Grund dieser Tatsachen spricht Zweibaum die Vermutung aus, daß der verschiedene Glykogengehalt in den meisten Pärchen mit einer gewissen sexuellen Differenzierung in Zusammenhang steht.

Kasanzeff (1910) hat für conjugierende *Loxodes* gewisse Unterschiede im Benehmen beider Conjuganten eines Pärchens notiert, indem das eine Glied des Pärchens sich mehr aktiv als das andere verhält. Der genannte Forscher findet keine weiteren physiologischen und morphologischen Unterschiede zwischen den Partnern, obwohl solche meiner Meinung nach vielleicht doch existieren. Bei der Mehrzahl der von Kasanzeff abgebildeten Pärchen sieht man nämlich, daß der vordere Pol des einen Conjuganten weit über denselben Pol des anderen hervorragt, weil der eine Partner mit seinem vorderen Ende stets gegen die Körpermitte des anderen stößt.

A. Russo (1914—1918), nachdem er manche interessante Be-

sonderheiten der Conjugation von *Cryptochilum echini* richtig notiert, gibt den sexuellen Prozessen dieses Infusors eine sehr originelle, aber außerordentlich schwach begründete Deutung, welche die Würdigung seiner Resultate sehr erschwert. Wir haben bereits gesehen, daß Russo bei *Cryptochilum* zwei Arten von Micronucleusteilung beobachtet hat, welche scheinbar der progamen und der gewöhnlichen Teilung bei Ophryoscoleciden entsprechen. Die eine Art führt zur Bildung einer kugeligen, die andere — eines kommaartigen Mi. Russo selbst will aber in diesen Teilungen Hindeutung auf eine sexuelle Differenzierung, d. h. eine Bildung von zweierlei Gameten sehen. Denselben Dimorphismus bemüht sich Russo auch in den Prozessen der Conjugation zu entdecken. Er glaubt, daß bei *Cryptochilum* drei verschiedene Conjugationstypen verwirklicht werden: 1. echte Conjugation zwischen Tieren mit verschiedenartigen Mi (kugeliger + kommaartiger), 2. und 3. falsche Conjugationen zwischen Tieren mit gleichartigen Mi (kugeliger + kugeliger oder kommaartiger + kommaartiger). Dabei werden alle drei Typen glücklich bis zu Ende geführt. Ein sorgfältiges Studieren des Textes und der Figuren Russo's und eine Vergleichung seiner Angaben mit dem, was wir über Ophryoscolecidae und manche andere Infusorien kennen gelernt haben, überzeugen mich, daß man seinen Beobachtungen eine ganz andere Deutung geben muß. Kommaartige Mi, welche von Russo am Beginn der Conjugation angetroffen werden, entsprechen, wie ich glaube, jenen „Sichelstadien", die so oft bei Infusorien beschrieben worden sind. Wenn das Teilungstempo der Mi in beiden Conjuganten genau das gleiche ist, bekommen wir Bilder einer „falschen Conjugation" (nach Russo's Terminologie): in beiden Tieren hat der Mi entweder ein kommaartiges (Sichelstadium) oder kugeliges (späteres Stadium einer kurzen tonnenförmigen Spindel) Aussehen. Wenn aber, wie es oft zu beobachten ist, das Teilungstempo der Mi in beiden Partnern etwas verschieden ist, so finden wir in dem einen Partner eine Sichel, in dem anderen eine kurze Spindel: so entsteht die sogenannte echte Conjugation von Russo. Aus dem bisher Gesagten erhellt, daß eine sexuelle Differenzierung im Sinne Russo's bei *Cryptochilum* kaum existieren kann. Eher bin ich bereit, ein anderes Conjugationsmerkmal von *Cryptochilum*, das von Russo unberücksichtigt bleibt, als eine Hindeutung auf Heterogamie anzuerkennen. Und zwar erfolgt bei *Cryptochilum* die Conjugantenvereinigung immer derart, daß das eine Tier mit seinem vorderen zugespitzten Ende gegen die Mitte des Körpers eines anderen anstoßt, welche Lage von

beiden Partnern bis zu Ende der sexuellen Prozesse behalten wird. So bekommen wir den Eindruck, als ob der erste Conjugant in dem Vereinigungsvorgang eine mehr aktive Rolle spielt, als der zweite (s. dasselbe bei *Loxodes rostrum*).

Indem wir die sämtlichen Literaturangaben resümieren, können wir sehen, daß ein deutlicher Unterschied zwischen beiden Conjuganten eines Paares bei freilebenden Infusorien nur ausnahmsweise angetroffen wird. Wir kennen nur das Beispiel von *Chilodon*, besonders wenn Enriques die Verschiebung des Mundes beim kleineren Conjuganten auf die rechte Körperseite richtig beobachtet hat. Aber auch hier soll die Differenzierung erst nach der Vereinigung der Conjuganten entstehen.

Bei anderen Formen kann es zu merklichem Größenunterschied zwischen den Partnern kommen (*Stentor*, *Paramaecium putrinum*), wobei diese Differenz nur bei einem gewissen Prozent der Pärchen konstatiert wird. Dieser Kategorie der Fälle reiht sich eine dritte an, bei welcher die Komponenten des Pärchens, obwohl ganz ähnlich morphologisch gestaltet (*Loxodes*, *Cryptochilum*), während der Conjugation verschiedene gegenseitige Lagen einnahmen.

Indem wir über die sexuelle Bedeutung der beschriebenen Differenzen noch weiter im allgemeinen Teil reden wollen, wenden wir uns jetzt zum *O. janus*, welcher eines der ersten, wenn nicht das erste Beispiel einer sicheren Heterogamie bei freibeweglichen Ciliaten darstellt.

§ 20. Die Besonderheiten der Heterogamie bei *O. janus*.

Wir haben bereits erwähnt, daß *O. janus* eine deutliche Heterogamie zwischen Macro- und Microconjuganten besitzt. Die Geschlechtsprozesse von *O. janus* erwecken aber darum ganz besonderes Interesse, daß bei dieser Spezies auch Homogamie, und zwar nur zwischen Macroconjuganten, obwohl in weit selteneren Fällen als Heterogamie, stattfinden kann.

Unter den etwa 150 Pärchen, welche mir zur Verfügung standen und aus zwei verschiedenen Antilopen (*Bubalis* und *Madoqua*) stammten, waren 77 Proz. heterogam, die übrigen 23 Proz. bestanden aber leider aus Macroconjuganten. Darunter muß man aber wieder zwei Kategorien unterscheiden. Bei 15 Proz. der Pärchen findet man eine typische Conjugation mit Reifungsteilungen der Mi und mit Migration der männlichen Nuclei. Dagegen bei den übrigen 8 Proz. der Pärchen, welche zu der anderen Kategorie gehören,

besitzen beide vereinigte Tiere kleine, kompakte Mi, die dicht an den Ma liegen (Textfig. Q); dabei scheint auch die gegenseitige Lage der Tiere keine normale zu sein. Manchmal ist eines davon mit seinem vorderen Ende in den vorderen Körperabschnitt des Partner etwas eingedrungen, in anderen Fällen liegen beide Tiere in einer geraden Linie, ohne einen spitzen Winkel miteinander zu bilden. Eine genaue Durchmusterung solcher Präparate hat mir gezeigt, daß wir es hier mit Individuen zu tun haben, bei welchen der Endstachel stets dünn und lang wie bei Neutralen erscheint; dazu sind sie auch mit zwei Vakuolen anstatt mit einer versehen. Ohne jeden Zweifel müssen es in der Tat neutrale Tiere sein, deren Vereinigung nichts gemeinsam mit einer echten Conjugation hat.

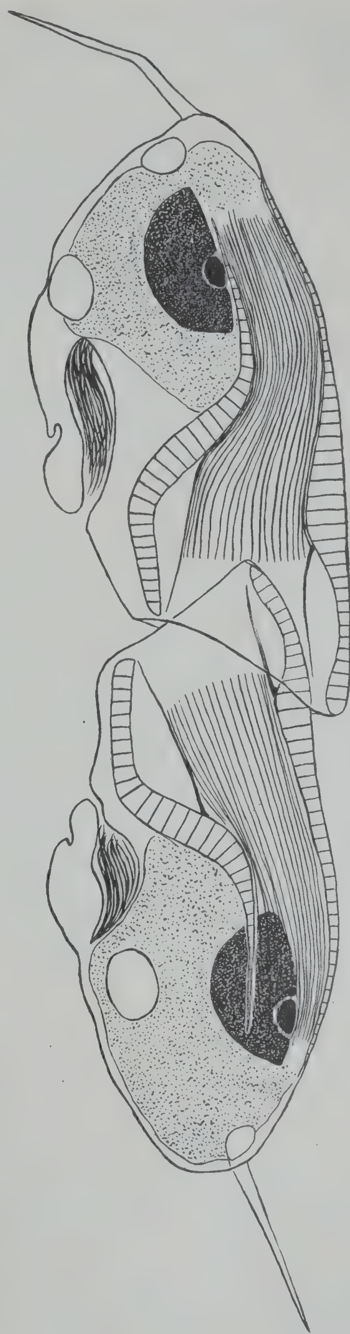


Fig. Q. *Opisthotrichum janus.* Falsche Conjugation. Man merke die langen Endstacheln und die Kleinheit der *Mi.* Die Vereinigungsweise ist von der der echten Conjugation verschieden.

Man könnte eine Vermutung aussprechen, daß solche Pärchen als mißlungene Versuche zur Conjugation seitens der ungeschlechtsreifen neutralen Tiere eingeschätzt werden müssen. Viel glaubwürdiger scheint mir aber der Gedanke, daß wir es hier mit Tieren zu tun haben, welche zufällig bei Nahrungsaufsuchung mit ihren vorderen Enden zusammenfuhren, oder gar im Begriff sind einander zu fressen; denn obwohl sehr selten (nur 4 mal) habe ich doch bei

O. janus Kannibalismus beobachtet. Manchmal kommt, wie es an mehreren Pärchen von *D. gracile* besonders gut zu sehen ist, eine solche Vereinigung dadurch zustande, daß 2 Individuen eine einzige Zellulosefaser von entgegengesetzten Enden zu verschlucken sich bemühen. Jedenfalls bin ich sicher, daß man die erwähnten 8 Proz. der Pärchen aus der gesamten Zahl der Conjuganten ausschalten muß.

Wir bemerken noch dazu, daß bei jenen 15 Proz. der homogamen Pärchen, welche erfolgreich conjugieren, der Schwanzstachel immer kurz und dick ist, und die kontraktile Vakuole in der Einzahl vorhanden ist — alles Zeichen, daß es typische durch progame Teilung entstandene Macroconjuganten sind.

Wenn wir jetzt die 8 Proz. der Pseudoconjugationen von der gesamten Zahl der Pärchen von *O. janus* abziehen, so erhalten wir für die echte Conjugation folgende Zahlen: heterogame Pärchen — 83,7 Proz., homogame — 16,3 Proz.

§ 21. Wie bald beginnen die Präconjuganten nach ihrer Entstehung zu conjugieren?

Es fehlen mir direkte Beobachtungen darüber, aber es gibt doch genug Tatsachen, welche für die Entscheidung dieser Frage von Interesse sind. In den meisten Fällen finden wir in den frühen Stadien der Conjugation bei Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden die Conjuganten ganz ähnlich den Präconjuganten gestaltet. So liegt, z. B. was die Lage der Kerne betrifft, der Mi in Art einer kurzen Tonne, neben dem Ma, wobei die Längsachsen beider Kerne einander parallel sind (Taf. 15 Fig. 32, 33, Taf. 18 Fig. 66). Nur später verläßt der Mi seinen Platz um die erste Reifungsteilung zu vollziehen. Manchmal aber fand ich bei den 3 Spezies, wo die Präconjuganten in großer Anzahl vorhanden waren, d. h. bei *O. janus*, *D. triloricatum* und *Cycloposthium bipalmatum*, daß der Mi bereits im Präconjugantenstadium gewisse Veränderungen, welche ihn zu geschlechtlichen Prozessen vorbereiten, erleidet. So sieht man den Mi bei ziemlich vielen Präconjuganten sich vom Ma entfernen und frei im Plasma liegen, indem auch seine Längsachse jetzt mit der des Ma einen Winkel bildet, oder sogar zu der letzten perpendikulär wird (Taf. 12 Fig. 7, 8, Textfig. B). Wie aus den conjugierenden Pärchen zu ersehen ist, soll eine solche Lageveränderung den ersten Schritt zur Reifungsteilung vorstellen. Bei anderen viel selteneren Präconjuganten bekommt man den Mi auf einer weiteren Teilungsphase zu sehen, wobei er eine hantelförmige Gestalt, oder sogar die

von 2 Mi, welche nur durch einen dünnen Faden verbunden bleiben, annimmt (Taf. 17 Fig. 47). Endlich habe ich bei *C. bipalmatum* in ca. 2 Proz., bei *O. janus* (Micropräconjuganten) sogar in 5 Proz. der Präconjuganten die erste Teilung des Mi zu Ende gebracht gefunden, so daß solche Tiere zwei selbständige Mi von gleicher Größe besaßen (Taf. 12 Fig. 9, Taf. 17 Fig. 48). Einen solchen Fall habe ich auch bei einem Macropräconjuganten von *O. janus* beobachtet (Textfig. R).

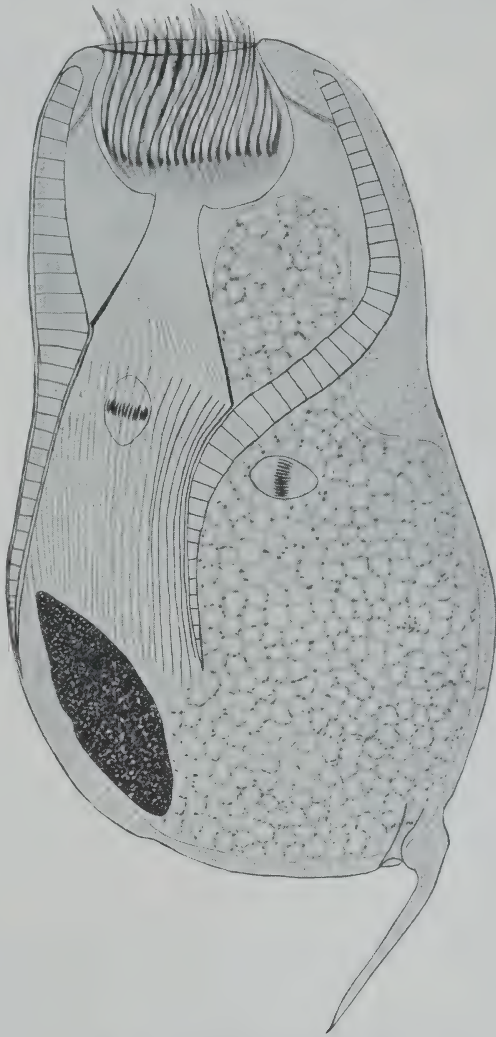
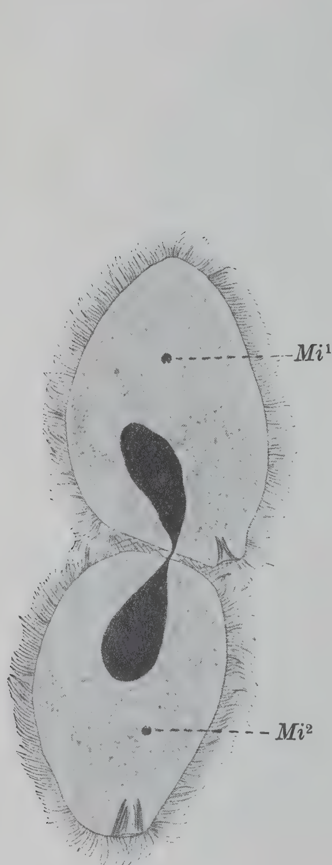


Fig. R. *Opisthotrichum janus.* Ein „überreifer" Macropräconjugant mit zwei *Mi.* Comp. Oc. 4, hom. Imm. 2 mm.

Diese Tatsache, welche in solcher markanten Weise bei Ciliaten noch nicht konstatiert wurde, weil M. Popoff (1908) bei *Carchesium* und Kaltenbach (1921) bei *Ophrydium* nur den ersten Anlauf zur Teilung des Mi bei Präconjuganten beobachten konnten, hat ein gewisses theoretisches Interesse. Sie zeigt nämlich, daß bei den Geschlechtsprozessen der Infusorien die Micronucleusteilung nicht durch den Akt der Vereinigung beider Präconjuganten ausgelöst wird, sondern auch ohne diese Bedingung, unabhängig von der Conjugation erfolgen kann. Dieser Umstand aber erlaubt uns eine vollkommene Parallele zwischen den Reifungsteilungen des Mi und der Richtungskörperbildung bei Metazoen aufstellen, welche Bildung auch

ohne direkten Zusammenhang mit dem Geschlechtsakt, viel früher als die Begattung vollzogen wird.

In welchem Verhältnis die Micronucleusteilung im Präconjugantenzustande zur Parthenogenese steht, darüber später.



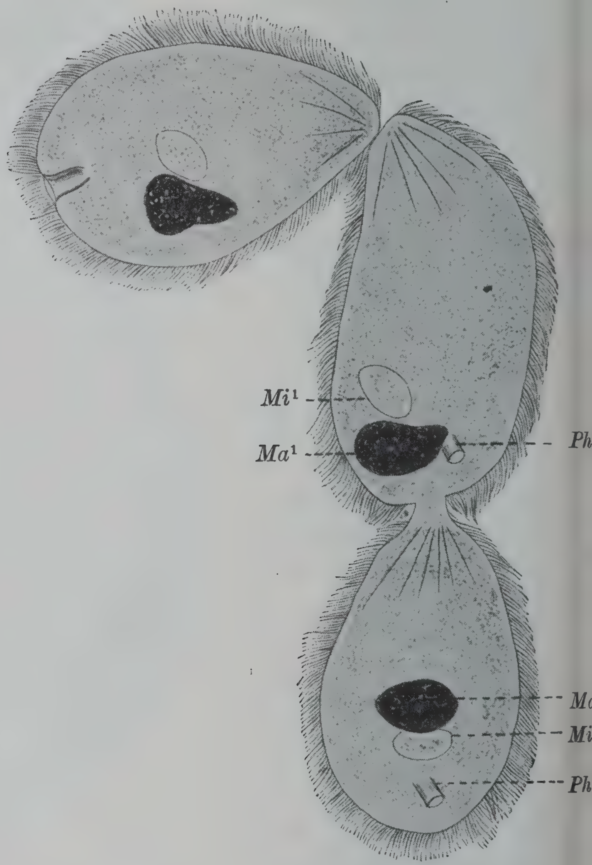


Fig. S. Fig. T.

Fig. S. *Isotricha ruminantium.* Eine gewöhnliche Teilung, sehr spätes Stadium. Die *Mi* winzig und sehr weit auseinandergerückt. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

Fig. T. *Isotricha ruminantium.* Das Endstadium einer progamen Teilung. Noch vor der Vollendung der Teilung ist das vordere Tochtertier bereits mit einem frei umherschwimmenden Präconjuganten zwecks Conjugation vereinigt. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm. *Ma* = Macronucleus; *Ph* = Pharynx.

Das Vorkommen von Präconjuganten mit 2 Mi scheint zu beweisen, daß das Präconjugantenstadium manchmal von ziemlich

langer Dauer sein kann. Dafür sprechen auch einige Organisationsveränderungen, die bei manchen Präconjuganten von *Cycloposthium* beobachtet werden. Wie erwähnt besitzen die sogenannten vorderen Präconjuganten von *Cycloposthium* anstatt des regelmäßig abgerundeten halbmondförmigen Hinterendes am hinteren Pol einen kleinen Zapfen (Taf. 15 Fig. 32), der erst nach Conjugation definitive Gestalt annimmt. Bei manchen Präconjuganten, besonders bei solchen, wo der Mi in späten Teilungsstadien sich befindet, habe ich aber bemerkt, daß die Form des Hinterendes einer solchen der Neutralen ähnlich wird. Diese Tatsache vermag ich nur dadurch zu erklären, daß die erwähnten Exemplare längere Zeit im Präconjugantenzustand weilten, so daß bei ihnen die Prozesse der Rekonstruktion und des Rückkehrs zum neutralen Zustand bereits begonnen sind. Über das vermutliche spätere Schicksal solcher „verspäteter“ Präconjuganten wird in einem weiteren Paragraphen (§ 44) berichtet.

Aber auch ein anderes Extrem, d. h. eine frühzeitige Conjugation findet manchmal Platz. So fand ich zusammen mit T. W. Fedorowa eine progame Teilung von *Isotricha ruminantium* (Textfig. T), wo der vordere Präconjugant, mit dem hinteren noch durch eine ziemlich dicke Plasmabrücke verbunden, bereits durch sein vorderes zugespitztes Ende mit dem Vorderende eines anderen, ganz fertigen Präconjuganten verklebt war, d. h. schon vor dem Schluß der progamen Teilung zu conjugieren begann. Dieser Fall ist in dem Sinne von Bedeutung, als er beweist, daß Infusorien schon während der progamen Teilung solche Eigenschaften erwerben (wie z. B. Klebrigkeit des Ectoplasmas), welche sie conjugationsfähig machen. Etwas ähnliches hat scheinbar R. Hertwig (1889) bei *Paramaecium* beobachtet, wo die Hungerteilungen manchmal unvollkommen sein können, so daß beide Sprößlinge dauernd in Verbindung bleiben. Solche „monströse“ Exemplare können dann mit normalen zwecks Conjugation sich vereinigen. In meinem Falle kann ich die erwähnte *Isotricha* keinesfalls als ein „monströses“ Exemplar anschauen, indem die Protoplasmabrücke zwischen beiden Tochtertieren ohne jeden Zweifel später zerreißen muß. Wir haben hier eine vorzeitige Conjugation eines in anderen Verhältnissen normalen Präconjuganten.

§ 22. Macronucleusveränderungen während Conjugation.

Wie bekannt geht während der Conjugation der alte Ma vollständig zugrunde, um durch einen neuen, der aus dem Syncaryon entstanden ist, ersetzt zu werden.

Eine genaue Untersuchung der Etappen des allmählichen Zerfalls von Ma und die Feststellung des Moments seines völligen Untergangs können interessante Schlüsse darüber geben, von welchem Stadium an der alte somatische Kern seine Funktionen aufgibt, der neue aber seine Tätigkeit beginnt.

Der Anfangsmoment wie auch der ganze Veränderungsgang des alten Ma kann bei den von mir untersuchten Arten etwas verschieden sein, außerdem unterliegt er in einigem Maße auch individuellen Variationen.

Am Beginn der Conjugation behält der Ma noch bei allen Arten seine charakteristische Gestalt und normale Lage. In demselben Zustand bleibt er auch während der ersten Micronucleusteilung. Während der Anfangsstadien der zweiten Teilung, welche, wie wir sehen werden, bei allen Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae direkt zur Bildung der Geschlechtskerne führt, erleidet der alte Ma noch keine bemerkbare Veränderungen. Diese letzten beginnen erst während der Endstadien der zweiten Teilung, wenn der männliche Kern sich zum Austritt aus dem Conjuganten anschickt.

Mehr als bei anderen Arten ist der Ma von *D. ecaudatum* ausdauernd, bei welcher Spezies etwa eine Hälfte der Tiere auf dem eben erwähnten Stadium noch einen ganz normalen Ma besitzt. Bei der anderen Hälfte der Individuen ist zwar der Ma an seinem normalen Platz zu finden, doch erscheint er etwas gefaltet und geschrumpft, wobei er von einem lichten Hof umgeben wird. Solche Bilder scheinen von einer Kondensation der Macronucleussubstanz, welche durch Abgabe der Flüssigkeit an das umgebende Plasma erfolgt, zu sprechen.

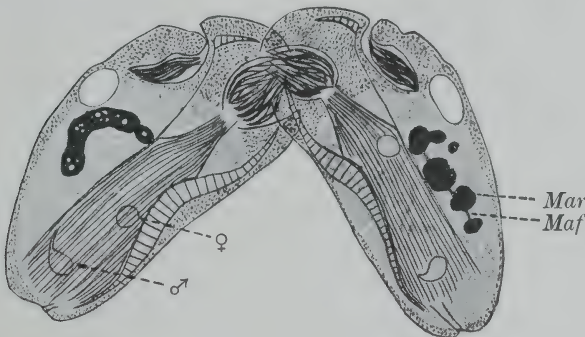
Ganz dasselbe bekommen wir an entsprechenden Conjugationsstadien von *Cycloposthium* und an den Macroconjuganten von *O. janus* zu sehen, nur ist hier der Ma schon bei sämtlichen Exemplaren etwas verändert (Taf. 12 Fig. 12).

Bei *D. triloricatum* weisen die Tiere auf demselben Stadium in manchen Fällen noch weitere Veränderungen des Ma: bei mehreren Pärchen habe ich gesehen, daß der Ma bereits in eine Gruppe dicht gedrängter großer und kleiner Schollen und Tropfen zerfallen war, welche Gruppe aber noch die für den Ma normale Stellung einnahm (Taf. 18 Fig. 69).

Das folgende Stadium der Conjugation ist durch Individuen vertreten, welche mit 2 Geschlechtskernen, und zwar dem stationären weiblichen und dem eingewanderten männlichen versehen sind. Exemplare mit solchen noch nicht zusammengeschmolzenen Pronuclei

können entweder noch paarweise, oder schon vereinzelt, d. h. im Exconjugationszustand angetroffen werden, was aber auf die Veränderungen des Ma keinen Einfluß ausübt.

Bei *D. ecaudatum*, welche auf diesem Stadium sich befinden, ist der Ma noch am Beginn seines Zerfalls getroffen. Er ist dabei in große Tropfen und Körner (manchmal nur ein großer Tropfen mit kleinen Körnern dicht daneben) zerfallen (Textfig. U). Bei den übrigen Spezies kommen neben ähnlichen Exemplaren auch solche vor, wo der Ma bereits in eine Menge kleiner Körner und Tröpfchen, welche weit im Entoplasma zerstreut sind, zerfiel (Taf. 13 Fig. 15 rechts, Taf. 14 Fig. 22, Taf. 18 Fig. 71).



Textfig. U.

Textfig. U. *Diplodinium ecaudatum*. Spätes Conjugationsstadium. Links ist der *Ma* gefaltet und geschrumpft, rechts in mehrere durch den Axialfaden verbundene Stücke zerfallen. Jeder Conjugant enthält einen weiblichen und einen (fremden) männlichen Kern. Am letzteren ist noch sein Schwanzanhang sichtbar. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Der weitere Veränderungsprozeß des Ma besteht darin, daß die daraus entstandenen Körner immer mehr im Plasma sich zerstreuen; dabei zerfallen sie in noch winzigere Körnchen, welche ihre ursprüngliche Färbung (rot mit Boraxkarmin) verlieren und einen gelblichgrauen Farbenton annehmen. Zuletzt werden die Körnchen nicht mehr von übrigen Entoplasmakörnchen unterscheidbar, und damit gehen die letzten Überbleibsel des alten Ma zugrunde.

Diese völlige Verschwindung des alten Ma fällt im allgemeinen bei sämtlichen Spezies mit der Periode zusammen, wo das Syncaryon sich bei dem Exconjuganten in eine Micronucleus- und Macronucleusanlage geteilt hat. Ich muß aber notieren, daß in seltenen Fällen (besonders bei *D. ecaudatum* und *D. triloricatum*) alle Spuren des

alten Ma schon vor der Syncaryonteilung verschwunden sind (Taf. 18 Fig. 72).

O. janus, eine Form, die in vieler Hinsicht von Interesse ist, bietet auch in den Resorbierungsprozessen des alten Ma manche Besonderheiten dar. Hier ist nämlich die Zerfallsgeschwindigkeit des trophischen Kerns bei Macro- und Microconjuganten ziemlich verschieden. Bei Macroconjuganten ist der alte Ma stets schon während des Conjugationszustandes gänzlich verschwunden (Taf. 13 Fig. 13). Sämtliche von mir gesehene Macroexconjuganten wiesen keine Spuren des alten Ma, obwohl ihr neuer Kernapparat noch im Stadium der Syncaryonspindel sich befand (Taf. 14 Fig. 18). Bei Microconjuganten von *O. janus*, die im Stadium der zwei Pronuclei sich befinden, erscheint der alte Ma manchmal beinahe normal, meistens beginnt er schon in mehrere Stücke zu zerfallen, wobei aber fast immer eines der letzteren viel größer als die übrigen erscheint und somit den alten Ma darstellt. Nur in einzelnen Fällen habe ich bereits während der Conjugation den Zerfall von Ma in kleine Körner beobachtet (Taf. 13 Fig. 13). Gewöhnlich bekommt man den Eindruck, daß der eigentliche Zerfall erst nach der Trennung beider Conjuganten erfolgt. Dabei sind nicht selten Microconjuganten auf letzten Phasen der Syncaryonteilung (Taf. 14 Fig. 24), oder sogar solche nach der Bildung von Mi- und Ma-anlagen (Taf. 14 Fig. 25) zu treffen, bei welchen doch der alte Ma entweder in Form eines Klumpens, oder in Gestalt zahlreicher kleinerer Tröpfchen persistiert. Bei anderen Microconjuganten ist aber der alte Ma schon im Stadium der Syncaryonspindel in kleinste Trümmer zerfallen (Taf. 14 Fig. 23).

Im großen und ganzen unterliegt es keinem Zweifel, daß der alte Ma bei Microconjuganten bedeutend länger als bei Macroconjuganten erhalten bleibt. Dieser Befund kann einerseits als ein sicheres morphologisches Differenzmerkmal zwischen Micro- und Macroconjuganten dienen, andererseits aber scheint er auch von einem physiologischen Unterschied der beiden Conjugantensorten zu sprechen.

Natürlich ist es schwer über die Ursache, welche die größere Resistenz des Ma bei Microconjuganten bedingt zu entscheiden. Als eine Vermutung kann ich folgendes darüber sagen. Wie gesagt, stellen die Microconjuganten im Vergleich mit Neutralen viel stärker reduzierte Personen als die Macroconjuganten dar. Daher müssen sie auch nach der Conjugation viel intensivere Regenerations- und Rekonstruktionsprozesse durchmachen, um zum neutralen Typus zurück-

zukehren. Daher wird bei ihnen der alte Ma, welcher wahrscheinlich die eben erwähnten Prozesse bis zu seinem Ersatz durch den neuen Ma reguliert, längere Zeit erhalten. Bei Macroconjuganten von *O. janus* und bei anderen Spezies, wo die Prozesse somatischer Rekonstruktion nicht so stark ausgeprägt sind, können die Tiere während der Exconjugationsperiode auch ohne den alten Ma weiter leben.

Eine etwaige Gesetzmäßigkeit in den Zerfallserscheinungen des Ma war bei keiner Spezies zu bemerken, so daß in dieser Hinsicht ein tiefer Unterschied mit solchen Formen wie *Paramaecium*, wo der Ma nach R. Hertwig anfangs stets in 3 große Stücke zerfällt, besteht.

Das einzige, was ich bei allen Ophryoscolecidae bemerkt habe, war, daß die Zerfallserscheinungen meist mit einem Lostrennen kleiner Chromatintröpfchen von einem gemeinsamen Chromatinklumpen beginnen, so daß der alte Ma anfangs aus einem einzigen großen Stück besteht, neben welchem kleinere Trümmer liegen. Erst später wird auch das Hauptstück zerbröckelt.

Besonderheiten des Macronucleuszerfalls bei *Cycloposthium* und *D. ecaudatum.* Die erste der genannten Spezies zeigt besonders klar manche eigentümliche Abweichungen vom allgemeinen Typus. Am Ende der zweiten Micronucleusteilung rückt der Ma von *Cycloposthium*, der normalerweise dorsal hinter dem Pharynx liegt, aus seiner gewöhnlichen Lage. Weit am meisten schiebt er sich dabei nach vorne, biegt den Pharynx von der rechten Seite um und gelangt ins Entoplasma. Seltener verläßt er seinen Platz mit seinem hinteren Ende voran, wobei er den Pharynx an dessen hinterem Drittel umbiegt, um ins Entoplasma zu gelangen; ebenso selten beginnt der Ma seine Veränderungsprozesse an Ort und Stelle.

Dabei sieht man ganz deutlich, daß der anfangs feinkörnige, später homogene Kern noch später sich in zwei Substanzen von verschiedener Konsistenz und Lage differenziert. Er besteht aus einem ziemlich dicken und festen axialen Faden, welcher von einer zähflüssigen peripheren Masse umgeben ist. Diese Masse beginnt nun jetzt sich stellenweise vom axialen Faden abzuheben und in Form regelmäßiger runder Tropfen vom Kern abzulösen, wobei die Tropfen ins umgebende Plasma geraten (Taf. 15 Fig. 34). In solcher Weise bekommt man an manchen Strecken des langen Ma den Axialfaden gut zur Ansicht, während an anderen Strecken der letzte noch von peripherer Masse umhüllt ist: der Kern gewinnt ein unregelmäßig rosenkranzförmiges Aussehen (Taf. 17 Fig. 51).

Mit der Zeit werden immer weitere Partien der peripheren flüssigen Substanz losgelöst, so daß vom Ma nur der axiale Faden mit wenigen Verdickungen zurückbleibt (Taf. 17 Fig. 53). Schließlich wird die ganze Korksubstanz vom Axialfaden sozusagen weggeschleudert, wobei der letzte von einer Menge zerstreuter tiefgeschwärzter (Eisenhämatoxylin) Körner und Tröpfchen umgeben wird. Dann bleibt der Axialfaden frei im Plasma liegen, wo er noch lange Zeit, d. h. noch bei Exconjuganten sichtbar ist. Erst nachdem alle oben erwähnten Körner und Tröpfchen vom Plasma resorbiert sind, verschwindet auch der Axialfaden.

Ganz dasselbe wird auch bei *D. ecaudatum* beobachtet (Textfig. U).

Es ist zu notieren, daß die Differenzierung des Axialfadens nur während des Macronucleusuntergangs zum Anschein tritt. Am normalen Ma sieht man nichts davon, indem der ganze Kern regelmäßig von dicht gedrängten Chromatinkörnern erfüllt ist.

Somit können wir sagen, daß bei manchen Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden der Ma während seiner Resorptionsperiode eine Art Stützapparat in Form eines Fadens erhält. Diese Verhältnisse erinnern uns an mehrere Polymastigina und Hypermastigina (*Devescovina* u. a.), wo der sogenannte Parabasalkörper von einem dünnen Stützfaden durchzogen wird. Obwohl der Parabasalkörper kein Kern, sondern wie Janicki glaubt eine Reservestoffansammlung vorstellt, glaube ich doch die gemachte Vergleichung aufrecht zu halten können, und desto mehr, weil beide in Vergleich gezogene Objekte einer Resorption anheimfallen. Für Polymastigina ist eine temporäre Auflösung des Parabasalkörpers von Janicki bewiesen, bei Infusorien wird der Ma bei jeder Conjugation vollkommen resorbiert. Ich stelle mir die Verhältnisse so vor, daß der Ma, welcher während des ganzen Lebens des Tieres einen echten somatischen Kern repräsentiert, zur Zeit seiner Degeneration sich eigentlich zu einer Reservestoffansammlung verwandelt, und in diesem Zustand dem Parabasalkörper der Mastigophoren gleichzusetzen ist. Solche Bedeutung des Ma während seiner Degeneration wird auch durch seine histologische Struktur unterstützt.

Histologische Veränderungen des Ma während der Conjugation. Ein normaler Ma besteht aus einer Menge dicht gedrängter, winziger Chromatinkörnchen, welche in lichterem Stroma gelagert sind, und besitzt eine deutliche und ziemlich dicke Kernmembran.

Nach und nach geht die körnige Struktur des Kernes verloren, indem sie durch eine homogene ersetzt wird; dabei erhalten sich

die Färbungsreaktionen des Ma unverändert, d. h. der letzte wird noch immer intensiv von Kernfarben (Boraxkarmin, Alaunkarmin, Hämalaun) imprägniert. Zu dieser Zeit erfolgt die oben erwähnte Schrumpfung des Ma, worin sich eine Kondensation der Kernsubstanz kennzeichnet.

Die folgende Veränderungsetappe kann als eine Verwandlung des Macronucleusinhalts in eine sehr zähe Flüssigkeit gedeutet werden. Nun beginnt die Kernmembranresorption, welche entweder an der ganzen Peripherie des Ma in demselben Tempo, oder stellenweise besonders schnell vor sich geht. In letzterem Falle kann der Inhalt des Ma aus den dadurch entstandenen Öffnungen in Form einer einheitlichen Masse herausfließen. Das finden wir besonders oft bei *Cycloposthium*, wo eine solche Öffnung meistens am Vorderende des Kernes in seiner Membran entsteht.

Der weitere Zerfall der homogenen zähflüssigen Masse wird dadurch beschleunigt, daß in der letzten zahlreiche kleine und lichte Vakuolen auftreten. Diese durchsetzten den ganzen Inhalt des Kernes, wobei sie oft in Vakuolen von größerem Umfang zusammenfließen können. Eine derartige Vakuolisation führt zur Auflockerung der Kernmasse, was ihren weiteren Zerfall in immer kleinere chromophile Tröpfchen herbeiführt. Es ist wohl möglich, daß die Zerbröckelung des Ma auch durch das Platzen randständiger Vakuolen, welches die Kernsubstanz im Plasma sozusagen zerstäubt, gefördert wird. Schließlich wird die ganze Kernmasse, sei es auf dem einem oder anderen Wege, im Entoplasma in Form von sehr zahlreichen kleinen Tröpfchen zerstreut.

Je weiter die Zertrümmerung der Kernmasse fortschreitet, desto blasser werden die chromophilen Tröpfchen mit Kernfarben imprägniert, bis sie zuletzt vom übrigen Entoplasma nicht zu unterscheiden sind.

Wenn wir die eben beschriebenen Prozesse ins Auge fassen, so bemerkt man, wie sehr die Macronucleusveränderungen bei der Conjugation der Infusorien an die Vorgänge erinnern, welche sich am Caryosom mancher Protozoen abspielen. Ebenso wie der degenerierende Ma, so besteht auch das Caryosom (z. B. bei Gregarinen, Coccidien) aus einer zähflüssigen Substanz, die vom Chromatin durchtränkt und reich vakuolisiert ist. Dazu kann das Caryosom infolge der Vakuolisation in mehrere kleine Caryosome zerfallen. Manchmal, wie z. B. bei *Porospora gigantea*, wurden am Caryosom noch weitere Veränderungen wahrgenommen, indem es

einer periodischen Resorption anheimfallen kann, um später, wie es scheint, von einem neuen Caryosom ersetzt zu werden.

Es ist eben diese weitgehende Ahnlichkeit, welche uns erlaubt manche Schlüsse über die physiologische Funktion des degenerierenden Ma zu ziehen. In dem Maße als er sich in eine homogene, zähflüssige, vakuolisierte Masse verwandelt, wird seine Bedeutung zu der des Caryosoms von Gregarinen einerseits und der des Parabasalkörpers von Polymastigina herabgesetzt. Endlich kennzeichnet sein völliger Zerfall in Tröpfchen und das Verblassen der letzteren das eigentliche Ende jeder Tätigkeit des alten Ma.

§ 23. Erste Teilung des Micronucleus.

In typischen Fällen finden wir, wie gesagt, den Mi am Beginn der Conjugation noch an demselben Platz und in derselben Gestalt wie bei den Präconjuganten. Das heißt, der Mi befindet sich bei beiden Conjuganten etwas links vom Ma, neben dem letzten, aber ohne in einer Auskerbung des Ma zu liegen (Taf. 16 Fig. 38). Nur bei *Isotricha ruminantium* (Textfig. W) habe ich, vielleicht wegen Spärlichkeit des Materials, keine besondere Regelmäßigkeit in der Lage des Mi beobachtet.

Anfangs liegt die Längsachse des Mi der des Ma parallel, später verläßt der Mi den Hauptkern und nimmt eine beliebige Stellung im Entoplasma ein (Taf. 13 Fig. 10, Textfig. V).

Was die Struktur des Mi betrifft, so muß das gänzliche Fehlen des „Sichelstadiums“ bei allen Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae betont werden. Eine „Sichel“, wie sie so oft bei Infusorien beschrieben wird, gibt es weder im Präconjuganten- noch im Conjugantenzustand, so daß der aus progamer Teilung hervorgegangene Mi direkt zur ersten Reifungsteilungspindel wird.

Die Präparaten von *Cycloposthium* beweisen, daß der Mi bereits vor dem Abschluß der progamen Teilung jene Form einer kurzen tonnenförmigen Spindel annimmt (Taf. 15 Fig. 31), welche er später bei Präconjuganten (Taf. 15 Fig. 32, 33) und am Anfang der Conjugation (Taf. 16 Fig. 38) aufweist. Dasselbe soll auch für die Ophryoscolecidae gelten.

Die Micronucleusspindel hat das gewöhnliche, für die meisten Infusorien eigene Aussehen. Sie ist von kurzer, tonnenförmigen Gestalt, mit stumpfen, abgerundeten Enden (Taf. 16 Fig. 38). Die Spindel ist von einer deutlichen Membran begrenzt und enthält eine für verschiedene Arten verschiedene Anzahl von achromatischen Fasern,

welche in mehr oder weniger paralleler Richtung vom Pol zu Pol ziehen. Die Fasern können ziemlich dick sein, besonders bei *Cycloposthium* und *D. bubalidis*, wo sie den Eindruck von aus mehreren dünnen Fäserchen zusammengeklebten Sekundärfasern erwecken. Es gibt 2 Arten von Faseranordnung. Bei der einen liegen alle Fasern annähernd parallel, oder sogar mit ihren Enden etwas konvergierend (Taf. 12 Fig. 7, Textfig. P, W); bei der anderen, welche nur bei *Cycloposthium*, *D. ecaudatum* und *D. triloricatum* zu finden ist, sind die zentralen Teile der Fasern etwas zusammengedrängt, so daß der ganze Faserbündel eine Art von Garbe bildet. Dieser Faserbündel

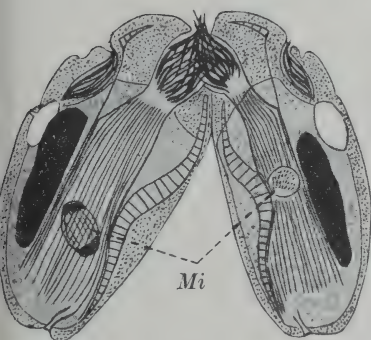


Fig. V.

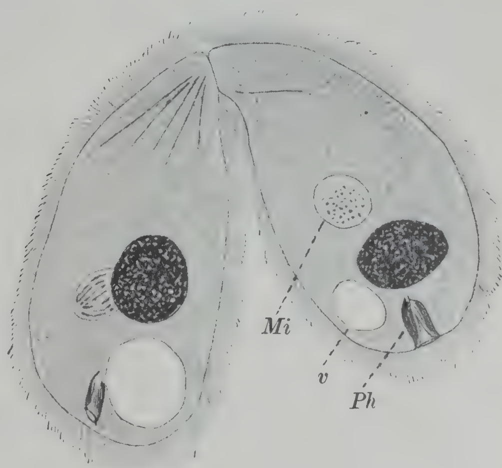


Fig. W.

Fig. V. *Diplodinium ecaudatum.* Anfangsstadium der Conjugation. *Mi* vom *Ma* abgetrennt und frei im Plasma liegend. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. W. *Isotricha ruminantium.* Anfangsstadium der Conjugation. Die Partner nur mit ihren vorderen Enden zusammengeklebt. Der *Mi* tonnenförmig, im rechten Tier von einem seiner Pole gesehen. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

nimmt nicht den ganzen Spindelraum, sondern nur seinen zentralen Teil ein (Taf. 16 Fig. 38). Die Fasern scheinen elastisch und in einer gewissen Anspannung im Innern des Kernes zu sein. Dafür spricht besonders ein Präparat von *Cycloposthium*, wo die Kernmembran einer Spindel an einem Pole von dem Faserbündel durchbohrt erschien, so daß die entsprechenden Faserenden frei ins umgebende Entoplasma hineinragten.

Der mittlere Teil des Faserbündels ist von einer Äquatorialplatte eingenommen, welche aus winzigen Chromosomen besteht. Am größten sind sie bei *Cycloposthium*, wo sie manchmal sogar eine

Schleifengestalt annehmen (Taf. 15 Fig. 35), wogegen bei anderen Spezies die Chromosomen stabförmig erscheinen.

Leider bin ich nicht imstande über die Chromosomenzahl genau zu berichten. Bei *Cycloposthium* und *D. bubalidis* sind deren etwa 2 Dutzend vorhanden, wogegen *O. janus* reicher an Chromosomen zu sein scheint.

Der Übergang zur Telophase wird erstens dadurch gekennzeichnet, daß die Tochterplatten gegen die Spindelpolen rücken, wobei die Spindel selbst ausgezogen wird; seine Endpartien schwellen an, während das achromatische Mittelstück dünner und länger wird. Die Spindel nimmt eine typische hantelförmige Gestalt an (Taf. 13 Fig. 10, rechts). Auf diesem Stadium scheinen die Chromosomen der Tochterplatten ihre scharfen Umrisse zu verlieren. Der achromatische Verbindungsstrang kann bei verschiedenen Arten ein verschiedenes Aussehen darbieten. Bei *O. janus* ist er ziemlich lang aber stets von bedeutender Dicke, niemals habe ich hier sein Ausziehen in einen langen dünnen Faden beobachtet (Taf. 13 Fig. 10, rechts). Meistens ist bei *O. janus* die erste Spindel auf dem Hantelstadien nicht in gerader Richtung ausgezogen, sondern gekrümmt, eine C- oder S-ähnliche Figur bildend. Vielleicht ist die genannte Krümmung dadurch bedingt, daß es zur Ausstreckung der Spindel im Entoplasma nicht Platz genug gibt.

Während der Teilung behält der Mi bei *O. janus* seine Lage in der hinteren Körperhälfte des Tieres. Wegen der oben erwähnten Spindelkrümmung kommen die beiden Tochternuclei nach der Teilung nebeneinander zu liegen.

Bei *D. triloricatum*, *D. gracile* und *D. ecaudatum* sind die Verhältnisse denen von *O. janus* ähnlich, nur ist die Lage der Teilungsspindel und der Tochternuclei mehr variabel.

Die erste Teilung bei *Cycloposthium* ist dadurch charakterisiert, daß der Verbindungsstrang zwischen beiden Tochternuclei sich zu einem langen dünnen Faden auszieht, an dessen Enden die kugeligen Tochternuclei sich befinden (Taf. 16 Fig. 46 a, b). Dabei ist in der Mitte des Stranges eine siderophile Verdickung zu sehen, über dessen Entstehung ich nicht ganz im klaren bin. Wahrscheinlich ist sie aus den zentralen Teilen der achromatischen Fasern gebildet. Das weitere Schicksal des Verbindungsstranges ist in dem Sinne interessant, daß es von den Tochtermicronuclei abgerissen und später im Plasma resorbiert wird (Taf. 16 Fig. 39, Sp). Nur seine Endpartien bleiben in der Art kurzer Schwänzchen an den Tochterkernen erhalten, das Mittelstück aber, welches etwa $^{8}/_{10}$ des ganzen

Verbindungsstranges umfaßt, kommt frei im Plasma in Art eines stark gefärbten, spindelförmigen Stäbchens zu liegen. Dieses Stäbchen sieht vollkommen homogen aus, ohne etwaige faserige Struktur zu zeigen. Es ist noch während der Vorbereitung zur zweiten Teilung sichtbar, später aber verschwindet es ohne jede

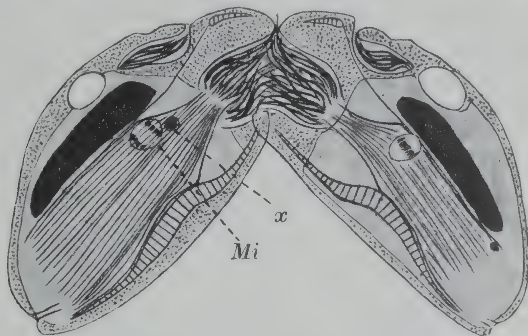


Fig. X.

Fig. X. *Diplodinium ecaudatum*. Conjugation. Erste Teilung des *Mi* zu Ende gebracht. Der eine Tochterkern zu einem rundlichen Klumpen (x) zusammengebacken, der andere (*Mi*) schickt sich zu neuer Teilung an. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Spur zu lassen. Diese Besonderheit, d. h. das Abstoßen des Verbindungsstranges, ist für die während der Conjugation vor sich gehende Micronucleusteilungen von *Cycloposthium* eigen, wogegen sie bei den gewöhnlichen und progamen Teilungen des Mi niemals beobachtet wird.

§ 24. Bildung von zwei Tochterspindeln und deren Schicksal.

Die beiden Tochtermicronuclei der ersten Teilung schicken sich sofort zu einer neuen Teilung an, indem sie wieder kurze tonnenförmige Spindeln bilden. Anfangs zeigen diese Spindeln bei allen von mir untersuchten Arten keine beständige Orientierung ihrer Längsachse, welche bei beiden Spindeln in beliebiger Richtung liegen kann. Das weitere Schicksal der Spindeln bleibt für *Isotricha* (Textfig. Y) noch unbekannt. Bei allen Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden haben die beiden Spindel verschiedene prospektive Bedeutung.

Die eine Spindel fällt allmählicher Resorption im Entoplasma anheim. Das Absterben des betreffenden Mi beginnt meistens erst zu der Zeit, wenn er eine lange und an ihren Enden zugespitzte Spindel gebildet hat (Taf. 13 Fig. 14). Diese Spindel wird dann, besonders bei *Cycloposthium*, mehr oder weniger stark gekrümmt,

wobei sie sich noch mehr in die Länge zieht (Taf. 16 Fig. 39a). Später werden die achromatischen Teile der Spindel homogen, ihre longitudinale Streifung wird verwischt, während sie dabei infolge des Zusammenbackens der Spindelfasern auch dünner werden. Zu derselben Zeit beginnen auch die Chromosomen, welche bisher in der Mitte der Spindel eine Äquatorialplatte bildeten, zu einem unregelmäßigen Häufchen sich zusammendrängen. Bei den meisten Arten kleben sie dabei zu einem gemeinsamen Klumpen zusammen, bei *Cycloposthium* aber (Taf. 16 Fig. 40, 41, 42, 43) bleiben sie noch

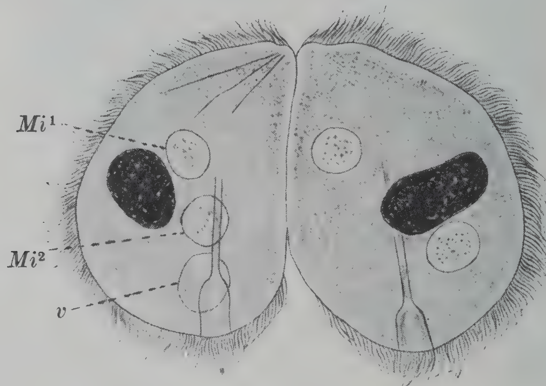


Fig. Y.

Fig. Y. *Isotricha ruminantium.* Conjugationsstadium mit zwei gleichentwickelten *Mi.* Im linken Tier die kontraktile Vacuole sichtbar. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

lange Zeit voneinander getrennt und gut sichtbar. Die achromatischen Endstücke der Spindel werden augenscheinlich einfach im Plasma aufgelöst. Der chromatische Teil bleibt lange Zeit im Plasma bestehen. Bei Ophryoscoleciden hat er die Form eines homogenen, stark färbbaren, meistens rundlichen Körperchens (Textfig. N—P, X; Taf. 18 Fig. 68). Bei *Cycloposthium* ist der Micronucleusrest nicht so kompakt, von unregelmäßiger, oft gezackter Form, in einer Richtung abgeflacht und deutlich aus hellerem Stroma und dunklen Chromosomenkörnchen zusammengesetzt. Die Lage des sterbenden Mi kann eine ganz beliebige sein. Der Micronucleusrest bei allen von mir untersuchten Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden bleibt nicht nur während der ganzen Teilungsperiode des anderen Micronucleus sichtbar, sondern auch nach der völligen Ausbildung der Geschlechtskerne (Taf. 13 Fig. 16). Bei *Cycloposthium,* wo seine Form besonders charakteristisch, und mit den Resten des

alten Ma nicht zu verwechseln ist, habe ich ihn sogar bei Exconjuganten im Stadium der Pronucleicopulation beobachtet (Taf. 17 Fig. 50).

§ 25. Teilung des bleibenden Micronucleus und Bildung der Geschlechtskerne.

Als ein sehr konstantes und originelles Merkmal aller untersuchten Formen (*Isotricha*, über die mir genaue Angaben fehlen, ausgeschlossen) ist der Umstand zu erwähnen, daß die Teilung des erhalten gebliebenen Mi, also im ganzen schon die zweite Teilung, direkt zur Bildung von zwei Geschlechtskernen führt. Darum findet man hier im Entoplasma nie mehr als einen einzigen degenerierenden Mi.

Ich habe vergebens in der Literatur nach analogen Verhältnissen gesucht. Zwar haben im Jahre 1905 zwei italienische Forscher, Russo und di Mauro (nach Enriques, 1908, zitiert) bei *Cryptochilum echini* die Bildung der Geschlechtskerne von den beiden Tochternuclei der zweiten Teilung beschrieben, aber nach den Angaben Russo's vom Jahre 1918 zu urteilen, waren seine früheren Mitteilungen unrichtig, indem bei *Cryptochilum*, ganz wie bei *Paramaecium*, drei von den Mi zweiter Generation zugrunde gehen, der vierte aber durch eine weitere (also dritte) Teilung die Geschlechtskerne liefert. Ebenso unsicher sind die Angaben von Calkins (1912) über *Blepharisma undulans*, wo die Anfangsstadien der Conjugation nur teilweise bekannt sind.

Somit liefern Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae das erste einwandsfreie Beispiel der Bildung der Pronuclei bei der zweiten Micronucleusteilung. Diese Tatsache hat aber indessen ein gewisses theoretisches Interesse, weil bei solchem Typus der Bildung von Geschlechtskernen der Vergleich mit der Metazoenovogenese scheinbar völlig zusammenfällt (siehe weiter den allgemeinen Teil).

Im vorigen Paragraphen haben wir die beiden Tochternuclei nach der ersten Teilung im Protoplasma freiliegend gelassen. Die erste Andeutung einer weiteren Entwicklung der fortlebenden Spindel besteht darin, daß sie sich in ganz bestimmter Weise orientiert. Und zwar stellt sich die Spindel, im vorderen Teil des Entoplasmas gelagert, mit dem einen Pol in der Richtung des Partner ein, während sein entgegengesetzter Pol nach dem hinteren Ende des Infusors gerichtet ist. Dabei liegt bei manchen Arten, wie z. B. bei *D. gracile* (Textfig. G_2), *D. ecaudatum* (Textfig. Z), *D. triloricatum*,

O. janus (Taf. 13 Fig. 12, 14) die Spindelachse der Längsachse des ganzen Körpers vollkommen parallel, bei anderen aber bildet sie mit der letzten einen spitzen Winkel — *Cycloposthium* (Taf. 16 Fig. 40), *D. bubalidis* (Textfig. O).

Zu dieser Zeit ist die Spindel stets im vorderen Teil des Körpers gelagert. Bei *D. gracile*, *D. ecaudatum* und *D. triloricatum* ist sie der ventralen Körperseite genähert. Bei *O. janus* befindet sich die Spindel an der Basis eines besonderen Entoplasmafortsatzes, welcher von der Hauptmasse des Entoplasmas sich weit nach vorne streckt, und von mir als Conjugationsfortsatz bezeichnet worden ist. Bei *Cycloposthium* endlich liegt die Spindel zwischen dem Anfangsteil des Schlundes und den Ciliophorretraktoren.

Die Anfangsstadien der Teilung bieten keine interessanten Eigentümlichkeiten dar. Beim Auseinanderrücken der Tochterplatten wird die Spindel stark in die Länge ausgezogen und dabei etwas um ihre Längsachse gedreht, so daß die achromatischen Spindelfasern keinen geraden, sondern spiraligen Verlauf zeigen (Taf. 16 Fig. 40). Diese Drehung scheint bei *Cycloposthium* ganz konstant zu sein, wird aber bei den übrigen Spezies weit nicht so leicht bemerkbar.

Anfangs tonnenförmig wird die Spindel später, wenn die Tochterplatten weiter auseinanderrücken, in seiner Mitte etwas verdünnt, so daß ihre Gestalt hantelförmig wird (Taf. 13 Fig. 12, links, Fig. 14, rechts, Textfig. O, Z). Dabei sind meistens die Endanschwellungen (mit den darin sich befindenden Tochterplatten) nicht kugelförmig, sondern an ihren freien Polen etwas zugespitzt. Das habe ich deutlich an beiden Polen der Teilungsfigur bei *O. janus* (Taf. 13 Fig. 16, links), *D. gracile*, *D. ecaudatum* (Textfig. Z), *D. triloricatum* und *D. bubalidis* (Textfig. O) beobachtet. Bei *Cycloposthium* ist die Teilungsfigur insofern heteropolar, als die weibliche Endanschwellung mehr abgerundet und dabei größer als die männliche ist. Die männliche dagegen ist bei *Cycloposthium* an seinem freien Pole ziemlich stark zugespitzt und wenig angeschwollen, manchmal von derselben Dicke, als der achromatische zentrale Spindelabschnitt. Dehorne (1921) hat bereits für *Paramaecium* eine ähnliche Heteropolarität der Geschlechtskernspindel festgestellt. Es ist zu notieren, daß bei der ersten Micronucleusteilung die freien Enden der sich bildenden Tochterkerne niemals zugespitzt sind.

Auf späteren Stadien der zweiten Teilung wird der achromatische mittlere Spindelteil schlanker, verlängert sich und verwandelt sich in einen dünnen Faden, an dem seine Zusammensetzung aus zahlreichen Spindelfasern nicht zu unterscheiden ist. Bei *O. janus*

(Taf. 13 Fig. 12, rechts), *D. bubalidis* (Textfig. O, oben) und *Cycloposthium* (Taf. 16 Fig. 41) habe ich gewöhnlich gesehen, daß etwa in der Mitte dieses Verbindungsfadens eine leichte Anschwellung sich befindet. Manchmal scheint es, als ob sie eine geringe Menge Chromatin enthält (bei Eisenhämatoxylinfärbung), in den weitaus meisten Fällen sieht man aber, daß die genannte Anschwellung einem lokalen Auseinanderweichen der Kernmembran, von welcher der Verbindungsfaden umgeben ist, sein Dasein verdankt. Was aber die stärkere Färbbarkeit des angeschwollenen Spindelbezirkes betrifft, so ist sie dadurch bedingt, daß gerade an dieser Stelle die, wie oben gesagt, gedrehte Fasern der Spindel untereinander gekreuzt erscheinen. Somit glaube ich ganz sicher darin zu sein, daß bei der zweiten Teilung ebenso wie bei der ersten das ganze Chromatin des Mutterkerns in die Tochterplatten übergeht.

Etwas später zerreißt der Verbindungsfaden zwischen dem männlichen und weiblichen Geschlechtskern, wobei ich bei den meisten Spezies das weitere Schicksal des Fadens nicht verfolgen konnte. Allem Anschein nach zerreißt er einfach in seiner Mitte. Bei *Cycloposthium* dagegen wird, wie wir es später eingehender schildern werden, der größere Teil des Fadens, und zwar der mittlere, von beiden Kernen abgelöst und nach einer gewissen Zeit im Entoplasma resorbiert.

Als Resultat der zweiten Teilung entstehen also zwei Geschlechtskerne, welche im vorderen Drittel des Tieres gelagert sind. Der männliche oder migrierende Pronucleus befindet sich näher zum vorderen Körperende des Tieres, als der weibliche oder stationäre. Der weibliche Kern rundet sich sehr bald nach seiner Bildung ab, während der männliche seine längliche, bei *Cycloposthium* sogar zugespitzte Form fortbehält. Das Chromatin verliert in beiden Kernen seine Anordnung in Tochterplatten, sondern scheint mehr oder weniger diffus zu werden; dabei wird derjenige Kernpol, welcher die Chromosomen enthielt, etwas intensiver als der entgegengesetzte mit Kernfarben imprägniert.

Was das Bildungstempo der Geschlechtskerne bei beiden Conjuganten eines Paares betrifft, so kann es etwas verschieden sein. Manche Paare lassen in dem einen Partner eine tonnenförmige Spindel mit Äquatorialplatte erkennen, wenn in dem anderen der Mi bereits eine hantelförmige Gestalt mit lang ausgezogenem Verbindungsstrang angenommen hat. In anderen Fällen befindet sich der Kern des einen Conjuganten auf dem hantelförmigen Stadium,

wogegen in dem anderen sich zwei vollkommen ausgebildete Geschlechtskerne befinden (Textfig. Z).

Solche Unterschiede, wenn sie groß genug sind, können auf den weiteren

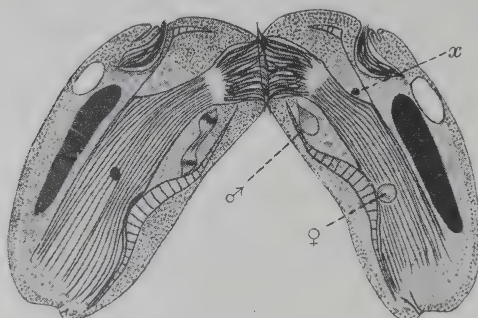


Fig. Z.

Fig. Z.
Diplodinium ecaudatum.
Conjugation. Im linken Partner liegt die Geschlechtskernspindel der Längsachse des Körpers parallel, im rechten hat sie bereits die Pronuclei gebildet.
Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Conjugationsgang eine starke Wirkung ausüben. Es ist sehr wahrscheinlich, daß verschiedene Anomalien des Kernapparats, die bei einem gewissen Prozent der Exconjuganten beobachtet werden, gerade diesem Umstand ihr Entstehen verdanken.

§ 26. Der Übertritt des männlichen Kernes in den Partner.

Besonders gut läßt sich dieser Prozeß bei solchen Formen, wie das stark seitlich komprimierte *Cycloposthium* verfolgen. Wir wollen ihn jetzt gerade darum bei *Cycloposthium* genauer studieren, um später die für andere Spezies charakteristischen Besonderheiten kurz zu fassen.

Der männliche Kern von *Cycloposthium* liegt, wie gesagt, ganz an der Vordergrenze des Entoplasmas zwischen dem Schlunde und den Ciliophorretraktoren. Der weibliche Kern ist etwas weiter nach hinten im Entoplasma zu finden, wo er ohne seinen Platz zu ändern bis zur Verschmelzung mit dem fremden männlichen Pronucleus verbleibt. Zwischen beiden Kernen ist anfangs der lange Verbindungsstrang, welcher aus dem achromatischen Teil der Teilungsspindel hervorgeht, ausgezogen. Nun bleibt von diesem Strange bei der völligen Trennung der Kerne nur ein sehr kleines Stück in der Art eines winzigen Schwänzchens am weiblichen Kern haften, um später in den letzten eingezogen zu werden (Taf. 16 Fig. 42—45). Von der übrigen achromatischen Spindel wird der axiale Teil, wahrscheinlich aus vielen Spindelfasern bestehend, zu einem einheitlichen, kompakten, stäbchenförmigen Gebilde transformiert (Taf. 16 Fig. 42 bis 45). Dieses Stäbchen ist etwa spindelförmig, wobei die Spindel

oft etwas bogenförmig, oder noch öfter S-förmig gekrümmt erscheint; an seinen beiden Enden ist das Stäbchen merklich verjüngt. Das ganze Stäbchen färbt sich homogen, wobei es stärker als Protoplasma und schwächer als Chromosomen mit Eisenhämatoxylin imprägniert wird. Wie schon im vorhergehenden Paragraphen gesagt wurde, besteht das ganze Stäbchen aus Achromatin. Bei sorgfältiger Untersuchung bekommt man zu sehen, daß das Stäbchen von einer dünnen und blassen Scheide umschlossen ist (Taf. 15 Fig. 37, links). Die Scheide scheint hauptsächlich von der ausgezogenen Kernmembran der Teilungsspindel ihren Ursprung zu nehmen; ob auch ein Teil der peripher liegenden Spindelfasern in ihrer Bildung teilnimmt, was aus ihrer manchmal zu beobachtenden Streifigkeit als wahrscheinlich erscheint, muß dahingestellt bleiben. Während das spindelförmige Stäbchen selbst bereits vom männlichen Kern losgelöst ist, geht die Stäbchenscheide noch direkt in die Kernwand über, wodurch auch das von ihr umschlossene Stäbchen in seiner zur Längsachse des Körpers annähernd parallelen Lage fixiert bleibt.

Jetzt rückt der männliche Kern immer mehr voran, so daß er mit seiner vorderen Spitze die Entoplasmagrenzschicht durchsetzt und die äußere Cuticula zwischen dem Mund und der Insertionsstelle der Ciliophorretraktoren berührt (Taf. 16 Fig. 41). Zu dieser Zeit scheint die vordere Kernspitze eine besondere Struktur zu bekommen. Sie bildet eine, der Kernmembran dicht anliegende, sehr stark mit Eisenhämatoxylin färbbare, pfeilartige Spitze, die ohne Zweifel dazu bestimmt ist, um das Durchsetzen der festen äußeren Cuticula zu erleichtern. Bald sieht man, wie das dem Kerne anliegende Entoplasma, sowie die äußere Cuticula an der Stelle, wo sie von der Kernspitze angebohrt ist, eine deutliche Vorwölbung bilden: auf der vorderen Körperoberfläche entsteht ein leichter Hügel. An dieser Stelle wird die Cuticula durchbohrt, um dem Kerne freien Durchtritt zu lassen. Indem der Wanderkern sich durch die durchbohrte Cuticula hinauszwingt (Taf. 15 Fig. 37, links), sieht man an seinem hinteren, der Spitze entgegengesetzten Ende einen langen, schwanzartigen Anhang entstehen. Allem Anschein nach wird dieser Schwanzfortsatz direkt von der oben erwähnten Stäbchenscheide, d. h. von der Verlängerung der Kernmembran produziert. Die Scheide gleitet dabei an dem axialen dunklen Stäbchen vorüber, ihn im Entoplasma des Conjuganten freilassend, und folgt dem auswandernden männlichen Kern als seine direkte Fortsetzung nach. Von dieser Zeit an kann

man oft Lageveränderungen des Reststäbchens im Plasma wahrnehmen. Nicht mehr von seiner Scheide gefesselt, bleibt es entweder in derselben Lage wie früher liegen, oder es nimmt, wahrscheinlich von den Entoplasmaströmungen mitgerissen, eine andere und zwar beliebige Stellung im Körper ein. In solchem Zustand wird der stabförmige Rest der achromatischen Spindel, wie oben erwähnt, noch lange im Protoplasma bestehen, bis er endlich der Resorption anheim fällt (Taf. 16 Fig. 45, links).

In sämtlichen bisher bekannten Fällen der Conjugation gelangt der männliche Pronucleus aus dem Plasma des einen Conjuganten unmittelbar in dasjenige des anderen. Nicht so bei *Cycloposthium.* Hier ist zwischen den mit ihren Rändern zusammenhaftenden Vorderenden der beiden Partner ein freier Raum eingeschlossen, welcher einen linsenförmigen Umriß hat und von den adoralen Membranellenzonen der Tiere umkränzt ist. In diesen Raum, d. h. in einen von adoralen Membranellen begrenzten Teil der Außenwelt, gerät nun der männliche Pronucleus jedes Conjuganten (Taf. 16 Fig. 42). Gewöhnlich geschieht dies simultan für beide Partner. Mit seinem Schwanzanhang bleibt noch der männliche Kern, oder, wie wir ihn richtiger nennen wollen, das Spermatozoon noch im Mutterkörper stecken, während der Kern selbst, oder der Spermiumkopf schon draußen sich befindet. Das weitere Verhalten des Spermiums ist von hohem Interesse. Anstatt sich, wie man es erwarten würde, in den Körper des Partner durch seine Cuticula einzubohren, begibt sich der Spermatozoid zum Munde des anderen Conjuganten, wobei er durch den Mund in den schmalen Anfangsteil des Pharynx gerät. Auf mehreren meiner Präparate bekommt man dieses Stadium vortrefflich zu sehen (Taf. 16 Fig. 43). Der Schlund von *Cycloposthium* reicht, wie auch bei den meisten Ophryoscoleciden, weit in den Körper, fast bis zu seinem hinteren Ende ein. Nachdem das Spermatozoon die enge Anfangspartie des Schlundes passiert hat, gleitet er weiter (Taf. 16 Fig. 44), wobei er zwei verschiedene Wege betreten kann. Entweder gleitet er längs der dorsalen, oder längs der ventralen Pharynxwand. Während seines Aufenthalts im Pharynx ist der Spermiumschwanz meist ganz gerade ausgestreckt, der Vorderteil des Kopfes aber mit seiner pfeilartigen Spitze oft etwas gekrümmt. Erst an das hintere Ende des Schlundes gelangt, beginnt das Spermium ins Entoplasma des Partners einzudringen, wobei es mit zierlich gebogenem Schwanzanhang den Kopfteil nach vorne richtet, um den weiblichen Kern aufzusuchen (Taf. 15 Fig. 34). Manchmal sieht man das Spermatozoon

nach dem Verlassen des Pharynx noch weiter nach hinten in den Körper des Partners eindringen, bis er zuletzt mit seiner Kopfspitze die hintere Grenze des Entoplasmasacks, welche am halbmondförmig abgerundeten hinteren Ende von *Cycloposthium* sich befindet, anstößt (Taf. 16 Fig. 45). Hier wird seine Bewegungsrichtung verändert und das Spermium biegt nach vorne um. Die beobachteten Biegungen und Knickungen der Schwanzregion des Spermiums deuten darauf hin, daß ihr ein Schwungvermögen eigen ist. Leider war es mir unmöglich, alle beschriebenen Stadien im Leben zu beobachten.

Auf der eben erwähnten Phase der Conjugation tritt meistens die Trennung beider Conjuganten ein.

Es ist leicht einzusehen, wie weit die Übereinstimmung des männlichen Kernes von *Cycloposthium* mit echten Spermien der Metazoen geht. Der Kern selbst, mit seiner länglichen Gestalt, ist zwanglos mit dem Spermiumkopf zu vergleichen. Nur muß man bemerken, daß der Inhalt des männlichen Kernes verhältnismäßig schwach von verschiedenen Kernfarbstoffen gefärbt wird, wogegen die Metazoenspermakerne gewöhnlich sehr stark von den genannten Stoffen tingiert werden. Der Schwanzanhang des Kernes ist natürlich dem Spermiumschwanzstück gleichzusetzen. Er ist sehr lang, bis 20—25 μ Länge, und verjüngt sich allmählich nach hinten. Sehr oft offenbart sich an ihm eine Längsstreifung bzw. Faserung. Vielleicht hängt sie von der Zusammensetzung des Schwanzteiles aus Spindelfasern ab. Der Schwanzanhang ist biegsam, wobei die Biegungen gewöhnlich keine scharfe sind. Stets sieht man eine einzige Biegung, niemals hat der Schwanzanhang ein wellenartiges Aussehen. Bei der Bewegung geht der Kern mit seinem Kopfteil voran, ganz wie die Metazoenspermien. Wenn man den Vergleich zwischen dem Kernschwanzanhang von *Cycloposthium* und dem Schwanzstück echter Spermien dadurch bestreitet, da bei den Spermien die Bildung des Schwanzstücks auf einem anderen Weg vor sich geht und in enger Verbindung mit dem Centrosom steht, so kann ich bemerken, daß den Ciliaten überhaupt kein differenziertes Centrosom zukommt. Doch ist es als integrierender Teil ihres Körpers sicher vorhanden, und zwar müssen seine Komponenten wahrscheinlich im Kernapparat eingeschlossen sein. Und wenn es so ist, dann wird der Vergleich erleichtert, weil wir im Kopfteil des *Cycloposthium*-Spermiums auch ein Centrosom-Äquivalent, obwohl in verdecktem Zustande voraussetzen können.

Endlich ist bei *Cycloposthium* auch die dritte Komponente eines typischen Spermiums, d. h. sein Spitzenstück oder Perforatorium zu

finden. Und zwar hat die Kernspitze von *Cycloposthium* wirklich genau dieselbe Gestalt, als das Perforatorium z. B. der Reptilien- und Vögel-Spermatozoen. Leider ist mir bis jetzt die Entstehungsweise des Perforatoriums bei *Cycloposthium* unbekannt geblieben. Bei Metazoenspermien ist das Perforatorium gewöhnlich plasmatischer Herkunft, obwohl bei manchen Turbellarien das vordere zugespitzte Ende des Spermatozoons vom Kerne zu stammen scheint. Bei *Cycloposthium* spricht manches dafür, daß die Spitze ein Überbleibsel des Verbindungsstranges zwischen den Tochtermicronuclei erster Teilung darstellt. Dann würden der Schwanzanhang einerseits, die Spitze andererseits von achromatischen Spindelteilen zweier nacheinander folgender Teilungen stammen und einer nucleären Herkunft sein. Ich stütze diese Auffassung durch manche Bilder der Tochterkerne, welche nach der ersten Teilung der Mi entstehen und an einem Ende der Spindel mit einer sich stark schwärzenden Spitze versehen sind (Taf. 16 Fig. 39); diese Spitze könnte vielleicht direkt in die Kernspitze des männlichen Kernes übergehen. In anderen Fällen glaube ich aber an den Polen der Geschlechtsspindel im Plasma je ein kleines schwarzes (Eisenhämatoxylin) Korn gesehen zu haben, auf dessen Kosten vielleicht später in dem männlichen Kern das Perforatorium entstehen dürfte.

Wie es dem auch sein mag, so ist die Ähnlichkeit des männlichen Kernes von *Cycloposthium* mit einem Spermium ganz verblüffend, und wenn wir dazu noch sein Benehmen ins Auge fassen, so glaube ich mit vollem Recht ihn als ein Spermium bezeichnen zu können.

Es wäre sehr interessant, festzustellen, ob ein solches Spermium auch einen etwaigen Plasmabelag besitzt, jedoch muß ich diese Frage zur Zeit offen lassen. In der letzten Zeit wird diese Frage für den männlichen Kern der Infusorien von einigen Forschern im positiven Sinne beantwortet (Mulsow bei *Stentor*, zum Teil Prandtl bei *Didinium*), was den Vergleich mit Metazoenspermien noch erleichtert.

Sehr bemerkenswert ist ferner der ganze Vorgang der Befruchtung, indem er in ausgezeichneter Weise an die Befruchtung bei vielen Metazoen erinnert. Jeder Conjugant erzeugt ein Spermium (bzw. bei Metazoen deren viele), welches durch einen Riß in der Körperwand nach außen (denn der linsenförmige Raum zwischen Conjuganten ist doch ein winziger Bruchteil der Außenwelt) gelangt. Ganz dasselbe Verhalten ist für Spermien vieler niederer Metazoen, die keine besonderen Geschlechtswege besitzen, bekannt (Spongia,

Coelenterata u. a.). Als Eintrittspforte für das fremde Spermium dient bei *Cycloposthium* sein Mund und weiter sein Pharynx. Von da an drängt das Spermium in den Mitteldarm (Entoplasmasack) des Infusors ein, wo eigentlich die Copulation der Pronuclei stattfindet. Wenden wir uns zu manchen niederen Metazoen, z. B. zu den Korallen, so finden wir dort genau dasselbe. Die Spermien gelangen durch den Mund in die gastrale Höhle des Tieres, wo auch die ersten Entwicklungsstadien der daselbst befruchteten Eizellen vor sich gehen. Eine vollständigere Parallele könnte man kaum denken.

Das Infusor verhält sich im beschriebenen Falle ganz und gar wie ein hermaphroditisches Metazoon mit innerer Befruchtung, welches zwei Geschlechtszellen, eine männliche und eine weibliche besitzt.

Bei sämtlichen Ophryoscoleciden scheint im allgemeinen derselbe Befruchtungsmodus zu walten. Bei den meisten Spezies liegt die Austrittsstelle des Spermiums etwas ventral von der Mundöffnung, da, wo das Entoplasma sich am weitesten nach vorne streckt. Bei *D. triloricatum* habe ich ganz gute Bilder des Eindringens vom Spermium in die Mundöffnung erhalten (Taf. 18 Fig. 69). Bei *D. ecaudatum* und *D. triloricatum* sind auch ziemlich oft die Spermien während ihres Aufenthaltes im Schlunde zu beobachten (Taf. 18 Fig. 70, Textfig. U). Leider war das bezügliche Material nicht gut genug gefärbt (mir standen 1920 nur alte und schlechte Farbenlösungen zur Verfügung), um solche nette Resultate wie bei *Cycloposthium* zu liefern. Darum war an den meisten Präparaten nur die längliche, ausgezogene Form des männlichen Nucleus zu sehen und nur an wenigen Pärchen ist es mir gelungen, auch den Schwanzanhang des Spermiums zu entdecken.

Bei *O. janus* steht die Sache insofern anders, als der Entoplasmasack einen vorderen Fortsatz, den Conjugationsfortsatz besitzt, welcher eine Bahn für die Kernwanderung bietet. Die Hauptmasse des Entoplasmas ist bei *O. janus* wegen der starken Ausbildung des Schlundes weit nach hinten verdrängt; rechts und etwas dorsal vom Pharynx geht von dieser Masse nach vorne eine lange Ausbuchtung fort, welche mit einer breiten Basis beginnt und etwas nach vorne sich verjüngt (Taf. 12 Fig. 1, Kf). Vorne reicht der Conjugationsfortsatz bis an die Basis des Ciliophors hinauf. Wie wir bereits gesehen haben, kommt die Geschlechtsspindel in dem Conjugationsfortsatz zu liegen. Daselbst erfolgt die Teilung, wobei der weibliche Kern nach deren Abschluß nach hinten in den Entoplasmasack zurückkehrt, der männliche aber weiter nach vor-

wärts gleitet, um dort das Tier zu verlassen. Ferner dient der Conjugationsfortsatz partiell auch für das Einwandern des fremden Spermiums. In den Anfangsteil des Schlundes gelangt, scheint das fremde Spermium bereits hier in den genannten Fortsatz einzudringen, um sich längs dem Fortsatz zum weiblichen Kern zu begeben.

Darf man eine Spermiumbildung auch bei anderen Infusorien zu finden hoffen? Ich glaube, ja, weil ein Anlauf dazu bereits bei manchen freilebenden Ciliaten gefunden ist. Es wurde nämlich von Prandtl (1907) am männlichen Kern von *Didinium* ein besonderer kleiner und kurzer Anhang beschrieben, welcher nach Prandtl's Vermutung vielleicht in Zusammenhang mit der Bewegungsfähigkeit des Wanderkerns gebracht werden kann. Der erwähnte Anhang entsteht aus dem Verbindungsstrang zwischen beiden Geschlechtskernen, welcher in der Mitte zerreist, wobei diejenige Hälfte, welche am weiblichen Kern bleibt, vom letzteren resorbiert wird, wogegen die am Wanderkern haftende Hälfte seinen persistierenden kurzen Anhang bildet. Offenbar haben wir es hier mit einem Anlauf zur Differenzierung des Wanderkerns in ein Spermium zu tun.

Die Ursachen, welche gerade die Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden zur Ausbildung einer eigenartigen Befruchtungsweise geführt haben, sind schwer zu bestimmen. Vielleicht ist diese Erscheinung mit dem Vorhandensein eines starren Entoskeletts und einer derben SiO^2-enthaltenden Cuticula verknüpft, was ein enges Zusammenkleben der Partner verhindert und somit ein gesteigertes Bewegungsvermögen des Wanderkerns hervorruft.

§ 27. Perinucleäre Plasmastrahlungen.

Noch während der Bildung der Geschlechtskerne, wenn die Geschlechtsspindel eine hantelförmige Gestalt angenommen hat, bemerkt man an seinen beiden Polen deutliche plasmatische Strahlungen. Prandtl (1907) war der erste, der derartige Strahlungen an den Pronuclei von *Didinium* entdeckte. Bei *Didinium* sind beide Geschlechtskerne noch vor ihrer Trennung rund herum von dünnen, radiär angeordneten Körnerreihen umgeben, deren Länge und Anordnung am männlichen und weiblichen Pronucleus etwas verschieden sind. Die Strahlungen bleiben auch nach der vollen Ausbildung der Pronuclei bestehen. Von neueren Forschern hat niemand etwas Ähnliches bei Infusorien gesehen. Nun sehen wir

solche Strahlungen bei allen Ophryoscoleciden und bei *Cycloposthium* sehr schön ausgeprägt, nur konnte ich keine merkliche Differenz zwischen der Strahlung des weiblichen und der des männlichen Kerns wahrnehmen. Die Strahlung ist ebensogut an Hämalaun und Boraxkarmin, als an Eisenhämatoxylinpräparaten zu bemerken. An den Hämalaunpräparaten hebt sich die strahlige Partie des Plasmas durch ihren mehr violetten Ton von dem übrigen gelblich-rosafarbenen Plasma ab. Am weiblichen Kern bleibt die Strahlung ununterbrochen bis zur Kerncopulation erhalten (Taf. 16 Fig. 40, 41, 43, 44). Am männlichen geht sie beim Austritt des Spermiums aus dem Muttertier verloren. Nach Prandtl ist dieser Verlust als definitiv zu betrachten. An meinen Präparaten war ich imstande, an den Spermien, welche ins Entoplasma des Partners eingedrungen waren, die Strahlung von neuem auftauchen zu sehen; diese Strahlung blieb auch später beim Aneinanderschmiegen beider Pronuclei und sogar bei der Bildung der Syncaryonspindel sichtbar. In diesem Merkmal ist der männliche Kern der Ophryoscolecidae und *Cycloposthium* sehr gut mit dem Spermakern vieler Metazoen zu vergleichen, welcher, in das Plasma der Eizelle eingedrungen, die Bildung einer plasmatischen Strahlung um sich hervorruft. Bei Metazoen ist die Strahlung durch die Anwesenheit des männlichen Centrosoms erweckt; wahrscheinlich ist auch im Wanderkern der Infusorien ein Centrosomäquivalent enthalten.

§ 28. Exconjugation.

Die Trennung der Conjuganten erfolgt bald nach dem Spermienaustausch. Exconjugation wird durch einfaches Auseinandergehen der Tiere vollzogen. An einem Präparat von *D. triloricatum* habe ich beobachtet, daß die bereits voneinander getrennten Conjuganten noch durch etwas zusammengebunden schienen, obwohl keine sichtbare Verbindung zwischen ihnen vorhanden war; dasselbe habe ich bei einem Pärchen derselben Spezies am Beginn der Conjugation bemerkt. Solche Beobachtungen scheinen für das Vorhandensein einer von Farbstoffen nicht imprägnierbaren Substanz zu sprechen, welche zur engeren Verbindung der Conjuganten dienen soll. Leider sind diese Befunde ganz einzeln geblieben. Fast bei allen untersuchten Arten geschieht die Copulation der Pronuclei erst nach der Trennung der Conjuganten. Nur bei den Macroconjuganten von *O. janus* ist die Bildung des Syncaryons noch vor der Exconjugation vollendet (Taf. 13 Fig. 13).

§ 29. Lage und Struktur des weiblichen Pronucleus in Exconjuganten.

Der weibliche Kern liegt stets im Entoplasmasack. Bei *O. janus* befindet er sich in der Hauptmasse des Entoplasmas, in der hinteren Körperhälfte (Taf. 13 Fig. 16, rechts). Bei *D. ecaudatum* und *D. triloricatum* (Taf. 18 Fig. 69) liegt der weibliche Kern vor der Exconjugation immer etwa in der Mitte des Körpers oder (bei *D. ecaudatum*) sogar ein wenig näher zum Vorderende, links vom Pharynx in der Entoplasmamasse (Textfig. U). An späteren Stadien, wenn der Austausch der migrierenden Kerne bereits erfolgt ist, bleibt der weibliche Pronucleus meistens an seinem alten Platz liegen, bei einer gewissen Anzahl der Exconjuganten (etwa bei 10 Proz.) begiebt er sich aber zum hinteren Körperende (Taf. 13 Fig. 15).

Bei *Cycloposthium* endlich hat der weibliche Kern auch eine beständige Lage. Er befindet sich gewöhnlich am Ende des vorderen Körperdrittels, etwas ventralwärts und links vom Pharynx, da wo er bei der zweiten Micronucleusteilung entstanden war. Während dieser Teilung biegt sich der weibliche Tochterkern mit seinem hinteren Ende etwas nach vorne um, wodurch der achromatische Verbindungsstrang zwischen den Kernen dicht am weiblichen Pronucleus eine Knickung erleidet. Gerade an dieser Knickungsstelle reißt sich der Verbindungsstrang entzwei, wobei der weibliche Kern einen dünnen schwanzartigen Anhang (den ihm anliegenden Abschnitt des Stranges) erhält, der meist nach vorne gerichtet ist (Taf. 17 Fig. 50, 51). Dieser Anhang persistiert ziemlich lange Zeit; ich habe ihn sowohl bei Conjuganten, als auch bei Exconjuganten vor der Geschlechtskernecopulation beobachtet. Dicht vor der Copulation verschwindet er aber, indem er in den weiblichen Kern eingezogen wird: dann nimmt der Kern eine regelmäßige kugelige Gestalt an.

Aus dem bisher mitgeteilten folgt es, daß bei allen Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden der weibliche Kern sich viel passiver während des Befruchtungsvorganges als bei vielen freilebenden Infusorien verhält. Bei den letzteren wurde in mehreren Fällen festgestellt, daß der weibliche Kern sehr nahe an die Eindringungsstelle des fremden männlichen Kerns rückt, so daß der männliche Pronucleus sofort nach seinem Einwandern auf den weiblichen stößt (*Paramaecium*, *Chilodon* u. a.). Bei unseren Infusorien dagegen bleibt

der weibliche Pronucleus sehr weit von der Eintrittsstelle des Spermiums liegen, so daß das letztere einen langen und verwickelten Weg zurücklegen muß, bis es sein Endziel erreicht. Solche Inaktivität des weiblichen Kerns ist mit dem gesteigerten Bewegungsvermögen des männlichen in Zusammenhang zu setzen. Zum Vergleich erinnere ich an die allbekannte Volvocalesreihe: *Stephanosphaera, Pandorina, Eudorina, Volvox,* wo die Differenzierung des männlichen Elements zu einem Spermatozoon mit fortschreitender Aktivitätsverminderung des weiblichen Elements Hand in Hand geht.

Bei sämtlichen untersuchten Spezies hat der weibliche Kern eine mehr oder weniger regelmäßige kugelige Gestalt (Taf. 17 Fig. 50, 51; Taf. 18 Fig. 70). Wenn seine Umrisse manchmal nicht ganz eben aussehen, so kann das wohl von leichter durch Fixierungsmittel hervorgerufener Schrumpfung abhängen. Der Pronucleus besteht aus einer sehr deutlichen und ziemlich dicken Kernmembran und dem Kerninhalt, welcher sehr schwach von verschiedenen Kernfarbstoffen (Hämalaun, Boraxkarmin, Alaunkarmin) imprägniert wird. Keine geformten Elemente sind im Kerninhalt zu erblicken, welcher wie ein feines Gerinnsel aussieht. Er ist von der Membran durch einen engen Spalt oder lichten Raum getrennt, welches ganz regelmäßig in allen Präparaten auftritt und darum sicher kein Kunstprodukt darstellt (Taf. 17 Fig. 50 u. a.).

Eine interessante Besonderheit weist der weibliche Kern von *Cycloposthium* bei Eisenhämatoxylinbehandlung auf. Sie besteht darin, daß er meistens viel intensiver sich färbt, als der männliche Kern. Etwa bei einer Hälfte der Conjuganten und Exconjuganten bleibt der Kerninhalt des weiblichen Pronucleus fast ganz unentfärbt und beinahe pechschwarz, während der männliche Kern in denselben Präparaten hellgrau erscheint (Taf. 16 Fig. 45; Taf. 17 Fig. 50). Bei einer anderen Hälfte der untersuchten Tiere sind beide Kerne von gleicher, und zwar hellgrauen Farbe (Taf. 17 Fig. 51). Die erwähnte Besonderheit tritt erst dann auf, wenn die beiden Geschlechtskerne vollkommen voneinander getrennt sind. Über die perinucleäre plasmatische Strahlung wurde bereits früher berichtet.

§ 30. Lage und Struktur des männlichen Pronucleus in Exconjuganten.

Die Lage des Kernes ist vor allem von der Eindringungsstelle des Spermiums in das Entoplasma des Tieres abhängig. Bei *O. janus,* wo der männliche Kern fast sofort nach seinem Eindringen in den

Pharynx den letzten verläßt und in den Conjugationsfortsatz des Entoplasmas eindringt, wird er bei Exconjuganten entweder in diesem Fortsatz selbst, oder an dessen Übergang in die Hauptmasse des Entoplasmas, aber immer nach vorne vom weiblichen Kern angetroffen.

Einen anderen Lagetypus findet man bei *Cycloposthium.* Hier dringt das Spermium bis an das Ende des Schlundes in den Conjuganten ein, um von da an sich ins Entoplasma einzubohren, indem er nach vorne umbiegt und mit dem Kopfstück voran dem weiblichen Kern zustrebt (Taf. 17 Fig. 50). Nur in seltenen Fällen sah ich, daß das Spermium etwa gegen die Mitte des Pharynx sein Lumen verließ um sich durch den an der linken Seite des Schlundes sich befindenden Längsschlitz in das Entoplasma zu begeben. Daher nähert sich der männliche Kern bei *Cycloposthium* immer von hinten her dem weiblichen, so daß, wenn wir einen *Cycloposthium*-Exconjuganten mit zwei Geschlechtskernen vor uns haben, wir sicher sein können, daß der hintere davon der männliche ist. Dieselben Verhältnisse sind auch für *D. ecaudatum* und *D. triloricatum* charakteristisch. Für *D. gracile*, *D. bubalidis* und *D. costatum* stehen mir keine sicheren Angaben über die Lage des männlichen Kerns zu Verfügung.

Bei allen Ophryoscoleciden und bei *Cycloposthium* nimmt der männliche Nucleus während des Übertrittes von einem Conjuganten in den anderen eine länglich-ovale Form an, welche auch nach dem Eindringen des Kerns in das Entoplasma des Partners einige Zeit beibehalten wird. Man kann diese Form als eine für die freibewegliche Lebensperiode des Kerns charakteristische annehmen, wobei sie der des Kopfstücks vieler Metazoenspermien nahe kommt. Kernmembran, heller spaltartiger Zwischenraum und feinkörniger, gerinnselartiger Inhalt sind denen von dem weiblichen Kern ähnlich. Der oben eingehend beschriebene Schwanzanhang wird bis zu dem Moment erhalten, wo der männliche Pronucleus dicht an den weiblichen heranrückt (Taf. 17 Fig. 53). Nun beginnt seine Reduktion: der Schwanzanhang wird kürzer, er färbt sich immer blasser und seine Umrisse verlieren an Schärfe. Mir scheint, als ob der Schwanzanhang teilweise in den Kern eingezogen wird, teilweise einer Resorption im Protoplasma anheimfällt. Jedenfalls ist eine derartige totale Abwerfung des Anhangs, welche an die Abwerfung des Spindelrestes bei der Pronucleibildung erinnert, sicher abzuweisen. Nie habe ich im Plasma Einschlüsse beobachtet, welche als Reste des abgeworfenen Schwanzanhangs gedeutet werden konnten.

§ 31. Copulation der Geschlechtskerne.

In das Entoplasma des Partners angelangt dringt der männliche Kern dicht an den weiblichen heran. Dabei wird seine Gestalt verändert: der Schwanzanhang verschwindet, das Kopfstück rundet sich zu einer regelmäßigen Kugel ab, das Perforatorium ist nicht mehr zu sehen (Taf. 14 Fig. 22, Textfig. A_1, Taf. 18 Fig. 71). Alles in allem wird der männliche Kern vollkommen dem weiblichen ähnlich. Beide Kerne sind von protoplasmatischen Strahlungen umgeben. Dann berühren sich die Pronuclei, wobei deren entsprechenden

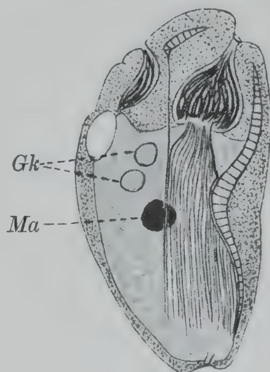


Fig. A_1.

Fig. A_1. *Diplodinium ecaudatum.* Exconjugant mit zwei abgerundeten Pronuclei und dem kugeligen Rest des alten *Ma.* Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Seiten eine Abflachung erleiden, so daß zwischen beiden zusammengepreßten Kugeln eine Scheidewand entsteht, welche das Aussehen einer geraden das sich bildende Syncaryon durchquerenden Linie hat. Die Kerne schmiegen sich immer enger aneinander und bilden zuletzt eine einzige Kugel, welche durch die erwähnte Scheidewand in eine männliche und eine weibliche Hälfte geteilt ist — so entsteht das Syncaryon (Taf. 17 Fig. 52; Taf. 18 Fig. 72). Eine mehr oder weniger deutliche Zweiteiligkeit des letzten wird bei verschiedenen Arten verschieden lang erhalten.

Es scheint mir angepaßt die Aufmerksamkeit des Lesers besonders darauf zu lenken, daß beide Geschlechtskerne vor der Copulation stets den Prozeß der Abrundung durchmachen. Durch dieses Merkmal unterscheiden sich Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae von den meisten anderen Infusorien, indem bei den letzteren beide Kerne bis zur Copulation die Gestalt von zwei Spindeln behalten, welche sich mit ihren Längsachsen aneinanderlegen und zusammenkleben (vgl. *Paramaecium, Chilodon, Cryptochilum,* viele Hypotricha u. a.). Das Verhalten der Kerne bei Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden (Abrundung, Strahlungen usw.) erinnert dagegen eher an Veränderungen, welche die Geschlechtskerne in der befruchteten Metazoeneizelle vor der Kerncopulation erleiden.

Als letztes Moment der Kerncopulation ist die Resorbierung der internucleären Scheidewand und das Zusammenfließen des Kerninhalts anzusehen. Bei *D. triloricatum* und *Cycloposthium* wird da-

durch ein einfaches kugelförmiges Syncaryon gebildet, das weiter zur Teilung schreitet (Taf. 17 Fig. 54). Bei *D. ecaudatum, O. janus* und manchmal bei *Cycloposthium* nehmen anfangs die beiden Kernhälften, d. h. die männliche und die weibliche, die Gestalt nebeneinander liegender Spindeln an, um erst später vollkommen miteinander zu verschmelzen (Taf. 14 Fig. 23). Bei noch weiteren Exemplaren von *Cycloposthium* bleiben die beiden Pronuclei lange Zeit vollkommen voneinander getrennt, was zur Ausbildung einer sehr prägnanten Gonomerie führt (siehe darüber weiter unten).

§ 32. Rekonstruktion des Kernapparats.

Bei allen darauf untersuchten Ophryoscoleciden und bei *Cycloposthium* erfolgt die Rekonstruktion des normalen Kernapparats in ein und derselben, und zwar in sehr einfacher Weise. Das Syncaryon teilt sich einmal, wobei der eine Tochterkern zum definitiven Mi, der andere zum definitiven Ma des Exconjuganten wird. Unter den freilebenden Infusorien wird ein ähnlicher Rekonstruktionsmodus bei *Chilodon* angetroffen.

Bei *Isotricha ruminantium* und, wie ich glaube, auch bei den übrigen im Darmtractus der Huftiere schmarotzenden Holotricha folgt die Kernrekonstruktion einem anderen Typus. Leider sind diesbezügliche Beobachtungen sehr spärlich; aber es scheint, daß infolge zweimaliger Teilung des Syncaryons je zwei Mi und Ma entstehen. Die Ma sollen einer späteren Verschmelzung anheimfallen, während das Schicksal der Mi bis jetzt noch nicht sicher verfolgt ist.

Zunächst beabsichtige ich eingehend den Verlauf der Kernrekonstruktion bei Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden zu schildern, um weiter in einem kurzen Paragraphen alles mir über die entsprechenden Prozesse bei *Isotricha* bekannte mitzuteilen.

§ 33. Erste Teilung des Syncaryon.

Der Beginn der Teilung ist dadurch zu erkennen, daß das Syncaryon, oder seine beide Hälften, wenn sie noch nicht vereinigt sind, die Gestalt einer kurzen (bzw. doppelten) Spindel annehmen. Entweder können beide Hälften dieser Spindel auf demselben Niveau liegen (Taf. 17 Fig. 54), oder sie sind entsprechend ihrer Längsachse etwas verschoben, so daß ihre Enden nicht zusammenfallen: mehreremal habe ich solche Bilder bei *O. janus, D. triloricatum, D. ecaudatum* und *Cycloposthium* gesehen (Taf. 14 Fig. 23, Textfig. B_1 a).

Selten (bei *O. janus* einmal, bei *Cycloposthium* mehrmals) bekommt man zu beobachten, daß an einem Ende der doppelten Spindel seine Hälften dicht aneinandergeschmiegt sind, an dem anderen aber ein wenig divergieren. Eine derartige Vereinigung der Geschlechtskernspindeln nur auf einem gewissen Teil ihrer Ausdehnung, welche bei Ophryoscoleciden und *Cycloposthium* nur selten vorkommt, kann bei vielen freilebenden Infusorien, wie bekannt, als Regel gelten.

Die Spindel ist anfangs stets von kurzer, tonnenförmiger Gestalt, mit stark abgestutzten Enden (Taf. 17 Fig. 60, Taf. 18 Fig. 73, 74). Manchmal, wie ich es öfters bei *D. ecaudatum*, *D. triloricatum* und seltener bei *Cycloposthium* gefunden habe, übertrifft sogar die Breite der Spindel seine Länge, so daß die Spindel gewisse Ähnlichkeit mit Kernteilungsfiguren der Heliozoen, z. B. *Actinophrys* erwirbt (Textfig. B_1 b).

Die Spindel besteht aus einer äußeren Membran, welche aus den Kernmembranen beider Pronuclei hervorgegangen ist, und aus einem Bündel achromatischer Fasern, an denen die Chromosomen der Äquatorialplatte befestigt sind. In manchen Fällen liegen die Spindelfasern einander parallel (Taf. 18 Fig. 73, 74), bei anderen Individuen sind sie an dem Niveau der Spindelmitte etwas mehr aneinander genähert, während sie zu den Spindelpolen divergieren, so daß der ganze Faserbündel die Gestalt einer Garbe erhält (Taf. 17 Fig. 60, Textfig. B_1 c). Gerade an der engsten Stelle des Bündels befinden sich die Chromosomen. Die achromatische Fasern von *Cycloposthium* sind durch ihre bedeutende Dicke charakterisiert, indem sie oft deutlich doppelkonturiert erscheinen. Zwischen dem Faserbündel und der Spindelperipherie befindet sich ein freier Raum, der am Spindeläquator am weitesten ist (Taf. 17 Fig. 54, 60). Bei *D. ecaudatum* und *D. triloricatum* bekommt man ziemlich oft an der Spindelmembran in der Äquatorgegend eine Querfalte zu sehen, welche am Kern eine Ausbuchtung nach außen bildet. Dabei nimmt diese Falte nicht die ganze Zirkumferenz der Spindel, sondern nur einen Teil derselben ein, so daß die Spindel ein asymmetrisches Aussehen bekommt (Taf. 18 Fig. 73, Textfig. B_1 c).

Wahrscheinlich weisen solche Bilder darauf hin, daß das Syncaryon sehr wasserreich ist, was bei dessen Fixierung zu der geschilderten Schrumpfung und Faltenbildung führt.

Das Auseinanderweichen der Chromosomen geht, wie es scheint, sehr rasch vor sich, denn auf dem folgenden von mir beobachteten Stadium sind die Tochterplatten bereits an die Spindelpolen gerückt, obwohl die Spindel nur unbedeutend an Länge zugenommen hat

(Textfig. B_1 d). In dieser Phase ist der mittlere rein achromatische Teil der Spindel sichtbar dicker als die Endpartien, wobei die beiden Spindelpole eine Art von kugeligen Kalotten bilden, welche die Chromosomen der Tochterplatten enthalten. Der polare Teil oder die Kuppel jeder Kalotte ist völlig chromatinfrei und färbt sich heller als der übrige Teil der Kalotte.

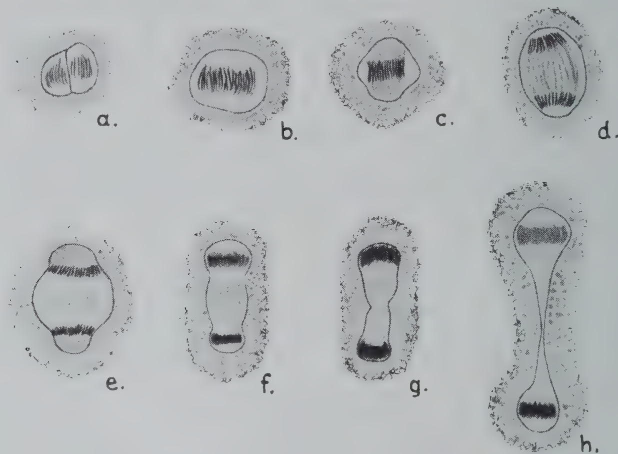


Fig. B_1 a—h. *Diplodinium ecaudatum.*
Synkaryon des Exconjuganten auf verschiedenen Stufen seiner ersten Teilung.
Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

Bei ziemlich vielen Exemplaren von *D. triloricatum* und *D. ecaudatum* habe ich genau am Spindeläquator eine scharfe zirkuläre Einschnürung gesehen, als ob hier sofort die Durchschnürung der Spindel erfolgen sollte, obwohl tatsächlich die Teilung nur nach längerer Zeit und dann durch allmähliges Ausziehen des Verbindungsstranges geschieht (Taf. 18 Fig. 75, Textfig. B_1 g).

Die folgende Teilungsetappe besteht darin, daß die Endkalotten der Spindel anschwellen, das sie verbindende achromatische Verbindungsstück aber eine Verdünnung und Verlängerung erleidet (Taf. 17 Fig. 61, Textfig. B_1 f, g). Anfangs bekommen die Kalotten denselben Durchmesser wie der mittlere Teil der Spindel, später schwellen sie noch mehr zu den Anlagen der Tochterkerne (Textfig. B_1 e). Bis zu diesem Moment ist die Teilung streng homopolar. Während ihres weiteren Verlaufs wird jedoch die Spindel bei allen Ophryoscolecidae und bei *Cycloposthium* deutlich heteropolar.

In den letzten Jahren (Dehorne, 1921) wurde die Heteropolarität der ersten Syncaryonteilung auch bei einem freilebenden Ciliaten,

und zwar bei *Colpoda* festgestellt. Bei den Parasiten der Huftiere gilt sie als Regel. Eine der Anschwellungen zeigt noch weiteres Aufblähen, sein Inhalt wird lockerer, nimmt Kernfarbstoffe immer weniger intensiv an und endlich, noch vor der Durchschnürung des achromatischen Verbindungsstranges verwandelt sich die erwähnte Anschwellung in eine typische Macronucleusanlage oder Plazenta. Die andere Endanschwellung wächst nur sehr langsam, ihre Chromosomen werden zu einer einzigen stark sich färbenden Chromatinmasse zusammengebacken — so entsteht die Micronucleusanlage (Taf. 17 Fig. 55, Textfig. B_1 h). Anfangs sind noch in der letzten an dem dem Verbindungsstrang zugekehrten Ende der Chromatinmasse Spuren einzelner Chromosomen sichtbar, später ballen sie sich zu einer einheitlichen Masse zusammen. Desgleichen kann man in der macronucleären Anschwellung anfangs ein Bündel einander parallel liegender Chromosomen unterscheiden, welches später sich zu einer Art Knäuel umgestaltet wird (Textfig. C_1 a). Noch später wird der ganze Macronucleusinhalt aus einer Menge kleiner, ziemlich dicht gedrängter und sehr schwach sich färbender Körnchen zusammengesetzt: es ist das typische Aussehen einer Plazenta (Taf. 17 Fig. 62, 63, Textfig. C_1 b).

Die Spindel des Syncaryons wird unterdessen immer mehr in die Länge gezogen, wobei aus ihrem achromatischen Teil ein sich allmählich verdünnender Verbindungsstrang hervorgeht (Taf. 17 Fig. 62, 63, Textfig. C_1 a). Die feinere Struktur des Stranges ist eine andere als bei den Reifungsteilungen. Dort haben wir bereits gesehen, daß der Verbindungsstrang auf den letzten Teilungsstadien die größte Dicke ungefähr in seiner Mitte besitzt, wogegen in der Nähe der Tochterkerne der Strang sich allmählich verjüngt. Außerdem wird der Verbindungsstrang bei den Reifungsteilungen in seiner Hauptmasse in ein dünnes spindelförmiges homogenes Stäbchen verwandelt, welches von den Tochterkernen abgeschnürt und später im Plasma resorbiert wird. Bei der Syncaryonteilung ist der Verbindungsstrang nur in den allerersten Stadien in seiner Mitte am dicksten, wogegen er später gerade gegen die Mitte sich bedeutend verjüngt, kernwärts aber allmählich an Umfang zunimmt (Taf. 17

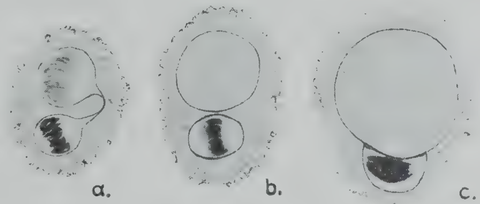


Fig. C_1 a—c. *Diplodinium ecaudatum.* Teilung des Synkaryons in eine *Mi-* und *Ma-*Anlage. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

Fig. 63, 64, Textfig. C_1 a). Anstatt homogen zu sein bleibt der Strang bis zu dem Abschluß der Teilung faserig, wobei seine Mitte, wo er am dünnsten ist, sehr stark durch ihre intensiv schwarze (Eisenhämatoxylin) Färbung von dem übrigen Strang absticht (Taf. 17 Fig. 62). Manchmal scheint es, als ob dieser dunkle Abschnitt des Stranges aus mehreren einzelnen Längsstücken besteht (Spindelfasern?). Ich glaube, daß solche Färbungsdifferenz davon abhängt, daß an der entsprechenden Stelle die Spindelfasern etwas tordiert sind.

Auf späteren Teilungsstadien wird der Verbindungsstrang in seiner Mitte einfach durchschnürt, wobei seine beiden Teilstücke von den entsprechenden Kernen, d. h. dem Ma und dem Mi eingezogen werden: Das Einziehen des zum Mi gehörenden Abschnitts ist sehr gut zu verfolgen (Taf. 17 Fig. 63), indem er noch lange am Mi als ein mehr oder weniger langer schwanzartiger Anhang haften bleibt, der sich allmählich verkürzt. Über das Verschwinden des zu dem Ma gehörigen Strangabschnitts fehlen mir ebenso instruktive Bilder. Jedenfalls aber habe ich nie das Abschnüren des Stranges von den Tochternuclei bei der Syncaryonteilung gesehen.

Die vollkommene Trennung der Kerne ist von deren charakteristischer Annäherung aneinander begleitet. Anfangs ist der oben erwähnte Verbindungsstrang gerade ausgestreckt, wobei die Tochterkerne in entgegengesetzten Richtungen sich voneinander entfernen (Textfig. B_1 h). Später aber biegt sich der Verbindungsstrang schleifenartig, so daß der Abstand der Tochterkerne voneinander sich vermindert. Die gegenseitige Annäherung der Kerne schreitet weiter fort bis sie zuletzt dicht aneinander treten (Textfig. C_1 a, Taf. 14 Fig. 24). Man bekommt den Eindruck als ob die achromatische Spindel, welche am Beginn der Teilung eine feste Konsistenz hatte und die beiden Kerne sozusagen auseinanderstammte, später weich und biegsam wird und den aktiven Bewegungen der Tochterkerne passiv folgt.

Erst habe ich dieses eigenartige Aneinanderrücken der Tochternuclei bei Microexconjuganten von *O. janus* bemerkt und es dadurch erklärt, daß die kleinen Dimensionen des Tieres dem völligen Ausstrecken der Spindel im Wege stehen, was zur Biegung des Verbindungsstranges führt. Später habe ich dasselbe sehr konstant bei *D. ecaudatum* und *Cycloposthium* beobachtet, wo die Geräumigkeit des Entoplasmasackes der Ausstreckung der Spindel einen freien Raum bietet. Dieselbe V-artige Biegung des Verbindungsstranges scheint auch für die übrigen von mir untersuchten Ophryoscolecidae zu gelten. Die Bedeutung dieses Prozesses ist, wie es mir scheint,

darin zu suchen, daß bei allen Ophryoscoleciden der Mi mit der Plazenta noch vor deren Verwandlung in den fertigen Ma und bevor die Kerne ihre definitive Lage im Körper erreichen sich fest zusammenklebt. Somit wäre das Gegeneinanderrücken der Tochterkerne sofort nach der Syncaryonteilung als erster Schritt zu deren nachfolgender Vereinigung zu deuten. Falls diese Erklärung richtig ist, so wird der beschriebene Prozeß bei *Cycloposthium* von Interesse, bei welcher Spezies die aneinander getretene Kerne für längere Zeit sich wieder verlassen, bis sie erst sekundär zuletzt nochmals und jetzt definitiv zusammenliegen kommen. Vielleicht könnte man bei *Cycloposthium* die Biegung des Verbindungsstranges als eine Art Rekapitulation frührerer phylogenetischer Zustände der Cycloposthiidae betrachten, wenn bei ihnen (wie es bei Ophryoscoleciden bis jetzt vorkommt) die Anlagen des Mi und Ma sofort nach der Syncaryonteilung sich miteinander vereinigten.

§ 34. Das Verhalten des Macronucleus bei Exconjuganten.

Die Lage der beiden Kernanlagen in Exconjuganten ist bei verschiedenen Spezies in verschiedenem Grade variabel, wobei sie aber immer im Entoplasma eingebettet sind. Bei *O. janus* befinden sich beide Anlagen meist in der hinteren Körperhälfte (Taf. 14 Fig. 19, 27). Bei *D. ecaudatum*, *D. triloricatum* und *D. bubalidis* sind sie am häufigsten unweit von der Körpermitte zu finden (Textfigur D_1), obwohl sie in manchen Fällen auch in das hintere Körperende verlagert sein können. Die größte Lagevariabilität weisen die Kernanlagen von *Cycloposthium* auf. Hier werden sie (besonders aber die Plazenta) einmal in den hinteren halbmondförmigen Körperfortsatz getrieben, ein anderes Mal dicht hinter der adoralen Membranellenzone gelagert. Augenscheinlich nehmen sie bei *Cycloposthium* während einiger Zeit an der zirkulären Entoplasmaströmung teil.

Die Macronucleusanlage, oder die Plazenta, hat anfangs immer eine regelmäßige kugelförmige Gestalt. Am Beginn ihrer Differenzierung ist die Macronucleusanlage von kleinen Körnchen gefüllt, die von allen Farben, und zwar auch Kernfarben schwach imprägnierbar sind. Bei weiterem Anwachsen der Plazenta tauchen in ihr ein (*D. bubalidis, D. triloricatum*), 2—3 (*D. ecaudatum*) bis mehrere (*Cycloposthium*) Kernkörperchen (Nucleolen) auf (Textfig. F_1, H_1, K_1, M_1). Sie haben eine mehr oder weniger sphärische Form, seltener sind ihre Umrisse etwas unregelmäßig. Die Dimensionen der Kern-

körperchen stehen in einem gewissen Zusammenhang mit deren Anzahl. Bei mehreren Kernkörperchen besitzen sie eine geringe Größe, bei einem einzigen Kernkörperchen kann das letzte eine bedeutende Größe erreichen.

Außer den Kernkörpern sind innerhalb der Plazenta noch unregelmäßige Stränge chromatischer Substanz, welche hauptsächlich der Kernmembran von innen anliegen, bemerkbar. Ahnliche Macronucleusbilder sind auch für die Exconjuganten anderer Ciliaten bekannt.

Es ist von Interesse, daß der Bau des Ma während seiner Rekonstruktionsperiode nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern

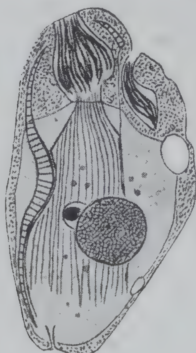


Fig. D_1.



Fig. E_1.

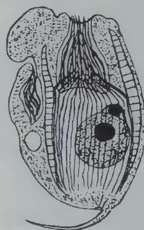


Fig. F_1.

Fig. D_1. *Diplodinium ecaudatum.* Exconjugant. *Mi*- und *Ma*-Anlagen dicht aneinander geschmiegt. Hintere Vakuole bereits angelegt. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. E_1. *Diplodinium gracile.* Neutrales Tier der Rasse A. Adorale Membranellenzone ausgebreitet. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. F_1. *Diplodinium gracile.* Exconjugant der Rasse A. *Mi* dem *Ma* dicht angeschmiegt. *Ma* mit einem einzigen Kernkörper. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

bei systematischen Einheiten niederer Ordnung, d. h. Rassen etwas verschieden sein kann, obwohl im ausgebildeten Zustand diese Unterschiede ausgeglichen werden. So habe ich die Populationen von *D. gracile* aus *Bubalis* und aus *Madoqua* nach verschiedenen morphologischen Merkmalen (siehe § 45) in 4 Rassen aufgeteilt. Anfangs habe ich eine mit dem Schwanzstachel versehene Zwergrasse *A* zu unterscheiden gelernt, welche auch bei der Untersuchung der Conjugation sich insofern konstant erwies, als die Individuen dieser Rasse nur mit ihren Rassengenossen conjugierten.

Bei den Exconjuganten dieser Rasse besitzt die Plazenta stets einen einzigen ziemlich großen Kernkörper, der nicht selten exzentrisch, der Kernmembran angeschmiegt, im Kerne liegt (Textfig. F_1).

Denselben Bau, aber mit einem mehr zentral liegenden Kernkörper wies die Plazenta zweier anderer Rassen, einer unbewaffneten (*C*), und einer ebenso wie die Rasse *A* mit einem Schwanzstachel versehenen (*B*), wie es aus den Textfig. H_1 und K_1 zu sehen ist. Eine vierte, unbewaffnete Rasse *D*, die im übrigen sehr stark an die Rasse *B* erinnerte, unterschied sich aber von der letzteren im Plazentabau, indem sie stets mehrere (3—6) Kernkörper besaß (Textfig. M_1).

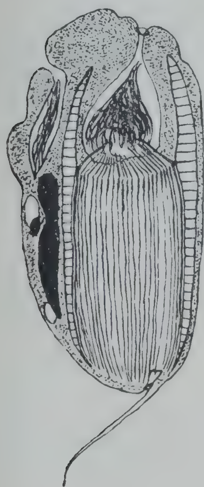


Fig. G_1.

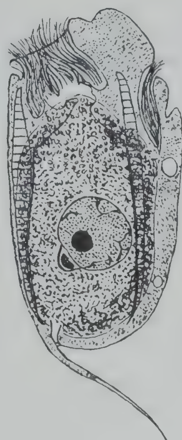


Fig. H_1.



Fig. J_1.

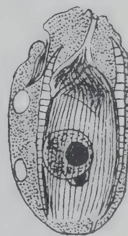


Fig. K_1.

Fig. G_1. *Diplodinium gracile.* Neutrales Tier der Rasse B. Adorale Zone eingezogen. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. H_1. *Diplodinium gracile.* Exconjugant der Rasse B. Adorale Zone nicht vollkommen ausgebreitet. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

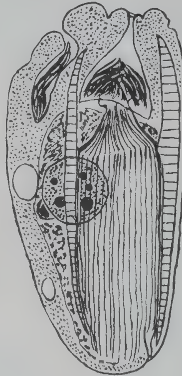
Fig. J_1. *Diplodinium gracile.* Neutrales Tier der Rasse C. Adorale Zone eingezogen. Von der rechten Seite gesehen. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. K_1. *Diplodinium gracile.* Exconjugant der Rasse C. Adorale Zone eingezogen. Von der rechten Seite gesehen. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Ohne die Rekonstruktion des Ma in feinere Details zu verfolgen, werde ich mich mit deren kurzer Beschreibung begnügen. Der Macronucleusinhalt wird allmählich immer tiefer von Kernfarbstoffen tingiert, wobei augenscheinlich die Chromatinkörner nicht auf Kosten der oben erwähnten Chromatinstränge, sondern zwischen ihnen, in dem von ihnen freigelassenen Raum entstehen (Textfig. N_1). Bei manchen Spezies, z. B. bei *D. bubalidis* sind dabei die kleinen Chromatinkörner in zahlreiche vielkantige Anhäufungen zusammengedrängt, zwischen welchen freie spaltförmige

Räume bleiben. Später wird das ganze Innere des Ma gleichmäßig und sehr dicht von kleinen Chromatinkörnern gefüllt, welche Struktur auch für vollkommen ausgebildeten Ma charakteristisch ist. Im ausgebildeten Ma habe ich niemals Nucleolen gesehen.





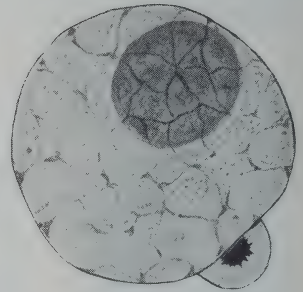


Fig. L_1. Fig. M_1. Fig. N_1.

Fig. L_1. *Diplodinium gracile.* Neutrales Tier der Rasse D. Von der rechten Seite gesehen. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. M_1. *Diplodinium gracile.* Exconjugant der Rasse D. Von der rechten Seite gesehen. *Ma* mit mehreren Kernkörpern. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. N_1. *Diplodinium bubalidis.* Kernapparat eines Exconjuganten. Plazenta mit einem einzigen Kernkörper. Der körnige Inhalt in zahlreiche vielkantige Anhäufungen zusammengedrängt. Daneben der kleine *Mi.* Comp. Oc. 8. Obj. hom. Imm. 2 mm.

§ 35. Das Verhalten des Micronucleus bei Exconjuganten.

Die Micronucleusveränderungen bei Exconjuganten sind wenig bedeutend. Noch während der Syncaryonteilung ist die dem Mi entsprechende Endanschwellung der Spindel durch ihre geringere Größe und stärkere Färbbarkeit ausgezeichnet (Textfig. B_1 h, C_1 a, Taf. 14 Fig. 24, Taf. 17 Fig. 62). Der letzte Umstand ist wohl teilweise dadurch bedingt, daß hier die Chromosomen auf einem geringeren Raum konzentriert und dichter als im Ma gelagert sind. Doch ist noch eine weitere Ursache nicht zu leugnen. Mir scheint es, daß das Chromosomenchromatin der Micronucleusanlage direkt in die Chromatinmasse des fertigen Mi übergeht, wogegen die Chromatinkörner des Ma nur indirekt mit dem Chromosomenchromatin verknüpft sind. Und zwar beobachtet man im Ma folgende Veränderungsreihe: Chromatin in Chromosomen konzentriert; Chromatin in latenter Form, die ganze Plazenta schwach von Kernfarben

tingiert; Neubildung des Chromatins in Gestalt zahlreicher winziger Körnchen. In der Micronucleusanlage dagegen werden die Chromosomen der Tochterplatte einfach in eine gemeinsame Masse zusammengebacken, deren Ränder anfangs noch deutlich gezackt erscheinen, indem die Enden der Chromosomenstäbchen aus der erwähnten Masse etwas hervortreten. Später wird der chromatische Teil des Mi vollkommen homogen und damit ist dessen definitive Form erreicht (Taf. 17 Fig. 64). Der der Mitte der Kernteilungsspindel zugewandte Pol des Mi ist immer chromatinarm, weil hier die achromatische Substanz der Spindel sich erhält; eine viel kleinere Ansammlung dieser Substanz ist aber manchmal auch am entgegengesetzten Pol des Mi zu bemerken. Daraus folgt, daß der Mi der Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae zu einem heteropolaren Typus gehört (Textfig. O_1).

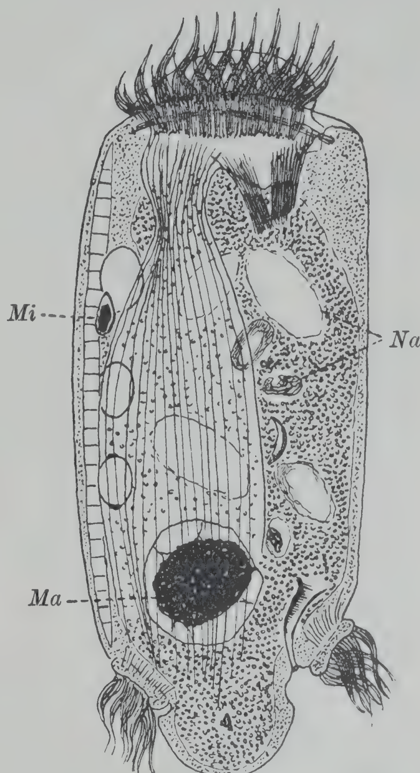


Fig. O_1. *Cycloposthium bipalmatum.* Exconjugant. *Mi* bereits an seine normale Stelle gelangt, Plazenta noch im Entoplasma liegend. Entoplasma von Nahrungseinschlüssen gefüllt. Adorale Membranellenzone ausgebreitet. Comp. Oc. 4. Obj. hom. Imm. 2 mm.

Ich will die Ungleichwertigkeit des micro- und macronucleären Chromatins betonen, weil sie uns die verschiedene funktionelle Bedeutung beider Kerne mehr verständlich macht. Im Mi sieht man das Erbchromatin unverändert von Generation zu Generation in Form von denselben Chromosomen, welche bei der Copulation beider Pronuclei da waren, fortbestehen, während die Chromosomen der Macronucleusanlage bei der Ausbildung des Ma ganz umgebildet werden und ihre Individualität verlieren.

Das weitere Verhalten der beiden Kernanlagen ist bei Ophryoscoleciden einerseits und *Cycloposthium* andererseits verschieden.

§ 36. Rückkehr zur normalen Form und Lage der Kerne bei Ophryoscolecidae.

Wie gesagt sind die beiden Tochterkerne am Ende der Syncaryonteilung an dem schleifenartig gebogenen Verbindungsstrang einander genähert. Nach der Durchschnürung des Verbindungsstrangs nähert sich der Mi noch mehr der kugeligen Plazenta und legt sich mit einer Seite an die Plazenta so fest an, daß die entsprechende Seite des Mi abgeplattet wird (Taf. 14 Fig. 27, Textfig. N_1). Anfangs scheint der Mi am Ma wie auf einem kurzen Stiele zu sitzen, später noch näher an den Hauptkern geschmiegt wird er halbkugelig. Zuletzt kommt der Mi mit der Plazenta in noch innigeren Kontakt, indem er sozusagen auf deren Oberfläche zerfließt und eine Art flachen Hügels bildet (Taf. 14 Fig. 28).

Es ist interessant, daß solche Bilder der Kerncopulation sehr ähnlich sind, obwohl hier natürlich immer eine Scheidewand vorhanden ist und gar keine Vermischung des Inhalts beider Kerne stattfindet. Doch ist der Vergleich mit der Kerncopulation darum nicht zu verwerfen, daß die Vereinigung der Kernanlagen wohl auf ähnlichen Prinzipien der Chemotaxis beruht, als die bei der Copulation der Geschlechtskerne.

Man könnte die Vereinigung der Kerne bei Ophryoscoleciden und anderen Ciliaten mit einem besonderen Namen, z. B. *Syntaxis* belegen.

Von diesem Moment an wird das weitere Schicksal und alle spätere Platzveränderungen von beiden Kernen zusammen durchgemacht. Der Mi schmiegt sich noch fester an die Plazenta, an deren Oberfläche er die Bildung einer seichten Vertiefung hervorruft (Textfig. P_1). Die Lage des Mi am kugeligen Ma kann eine beliebige sein, doch werden sie später, wenn beide Kerne sich an ihren definitiven Platz im Körper des Tieres begeben, so orientiert, daß der Mi auf der dorsalen Seite des Ma, also da wo er beim fertigen Tier sich befindet, zu liegen kommt. Das wird nicht durch etwaige Wanderungen des Mi auf der Oberfläche der Ma, sondern durch entsprechendes Umdrehen der Kerne



Fig. P_1.

Fig. P_1. *Diplodinium bubalidis.* Kernapparat eines Exconjuganten. *Mi* in einer Vertiefung der Plazenta liegend. Comp. Oc. 4, Obj. 2 mm.

im Protoplasma, erzielt. Die anfangs kugelige Plazenta beginnt sich in gewissen Richtungen zu verlängern und ihre definitive Form anzunehmen, was ich an Präparaten von *D. bubalidis* verfolgen konnte (Tetxfig. P_1). Dabei wird der Mi noch tiefer in den Ma eingepreßt, so daß er in einer deutlichen Ausbuchtung des Ma zu liegen kommt. Zu gleicher Zeit sieht man den Mi seine abgeplattete Form verlieren, indem er sich etwas von der Macronucleuswand abhebt und eine ovale oder eiförmige Gestalt annimmt. In solcher Form und Lage findet man den Mi bei neutralen Tieren.

§ 37. Rückkehr zur normalen Form und Lage der Kerne bei *Cycloposthium.*

Diese Spezies ist dadurch gekennzeichnet, daß während der Rekonstruktionsprozesse des Kernapparats Mi und Ma volle Unabhängigkeit voneinander bewahren. Bei neutralen Individuen von *Cycloposthium* hat der Ma die Form eines Hackens, welcher zwischen dem Schlund und der dorsalen Körperwand zusammengepreßt liegt (Textfig. M). Der kurze vordere Schenkel des Hackens ist unter geradem Winkel ventralwärts gebogen, wobei er rechts vom Schlunde zu liegen kommt. Der Ma ist sehr lang und reicht bis zum hinteren Membranellenbündel hin (Textfig. M). Etwas vor der Mitte des Ma ist er an seiner dorsalen Seite mit einer Ausbuchtung versehen, welche zur Aufnahme eines eiförmigen Mi dient. Ein kleiner Bezirk an einem Pole des Mi erscheint schwach gefärbt, wogegen sein übriger Teil von einer sich tief färbenden homogenen Chromatinmasse eingenommen ist. Die Längsachse des Mi fällt mit der des ganzen Tieres zusammen, wobei sein chromatinreicher Pol bei verschiedenen Exemplaren verschieden, d. h. entweder nach vorne oder nach hinten gekehrt ist (Textfig. M, O_1). Exconjuganten von *Cycloposthium* besitzen eine regelmäßige kugelige Plazenta und einen eiförmigen Mi, welche vollkommen unabhängig voneinander sind und eine beliebige Stellung im Entoplasmasack einnehmen. In einem solchen Zustand verbleiben die Exconjuganten längere Zeit, wobei sie etwas anwachsen. Endlich begibt sich der Mi, und stets zuerst der Mi, zum vorderen Körperende, dahin wo der enge Anfangsteil des Schlundes sich befindet. Hier biegt er die Schlundverengerung um, legt sich dorsal von derselben und gleitet dann längs dem Schlunde nach hinten, bis er seine definitive Stellung erreicht hat; hier bleibt der Mi ruhig liegen (Textfig. O_1). Die Umbiegung des Schlundes erfolgt stets von seiner linken Seite. Bei

seiner Bewegung kann der Mi ganz gleichgültig entweder mit seinem stumpfen oder mit seinem spitzen Pol vorangehen. Der Ma dagegen bleibt noch lange Zeit im Entoplasma liegen, sehr oft bis zum Moment, wenn das Tier seine volle Größe (etwa 90 μ) erreicht hat (Textfig. O_1). Dabei bekommt der Ma das Aussehen einer großen massiven Kugel. Zuletzt sucht auch der Ma seinen normalen Platz auf, indem er denselben Weg wie der Mi nimmt, um sich in den engen Raum zwischen dem Schlund und der dorsalen Körperwand hineinzuzwängen. Auch der Ma gleitet an der linken Seite der

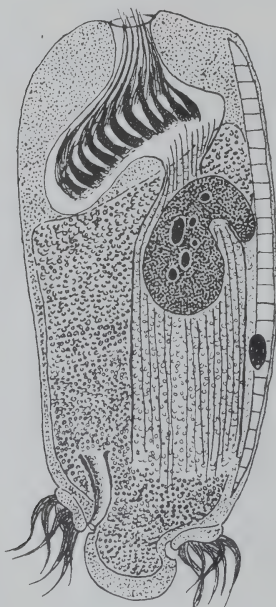


Fig. Q_1.

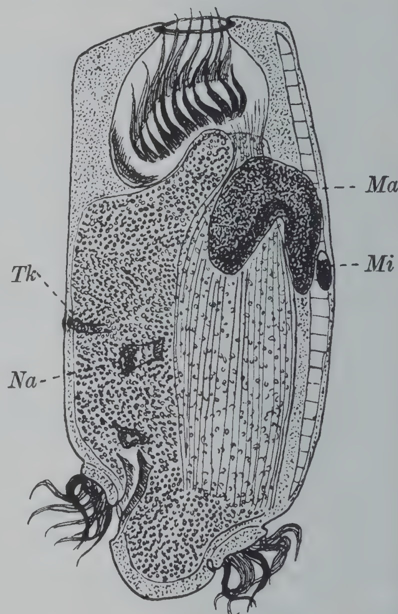


Fig. R_1.

Fig. Q_1. *Cycloposthium bipalmatum.* Exconjugant. *Mi* an seiner normalen Stelle, hinter dem Schlunde. *Ma* im Begriff sich hinter den Schlund hineinzuzwängen. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

Fig. R_1. *Cycloposthium bipalmatum.* Exconjugant. Der *Ma* zur Hälfte hinter den Schlund eingedrungen. *Mi* in seiner normalen Lage. Am Äquator des Tieres links sieht man die bereits angelegte Querrinne der ersten Teilung. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

Schlundverengerung zur dorsalen Körperwand vorbei. Man wird förmlich in Erstaunen gesetzt, wenn man beobachtet, welche Formveränderungen der kugelige Ma erleiden muß um in den oben erwähnten engen Spaltraum einzudringen. Diese Veränderungen erinnern einerseits an die amöboide Bewegung, andererseits an die

fortschreitende Bewegung eines Tropfens sehr dichter, zäher Flüssigkeit. Der Macronucleus bekommt unregelmäßige Umrisse und schickt in der Bewegungsrichtung eine Art von dickem lobosem Pseudopod aus (Textfig. Q_1). Endlich verlängert sich dieses Pseudopod und streckt sich, die Schlundverengung umbiegend dorsal vor. Nachdem es die dorsale Körperwand erreicht hat, biegt es nach hinten um wobei ihm der übrige Kernteil nach und nach folgt (Textfig. R_1). Dementsprechend verkleinert sich der noch im Entoplasma liegende Kernabschnitt, der dorsal vom Schlunde gelagerte aber streckt sich immer weiter nach hinten und wird wurstförmig. Dieser Teil des Kernes gleitet nun am Micronucleus vorbei, den letzten etwas dorsal von sich lassend, und erreicht endlich die Basis des kaudalen Membranellenbündels. In solcher Weise wird fast der ganze Ma in den ihm gebotenen Spaltraum eingeschoben; nur ein unbedeutender Teil des Kerns, welcher für sich in dem erwähnten Spalt kein Platz findet, bleibt als nach ventraler Seite gebogener kurzer Hackenschenkel des Ma links vom Schlunde im Plasma liegen. Auf dem Niveau des Mi weist der Hauptkern eine halbmondförmige Einsenkung, in welcher halb verborgen der Mi liegt.

Alles in allem scheint der Ma während der beschriebenen Prozesse eine außerordentliche Aktivität zu zeigen, indem er etwa wie ein selbständiger Organismus im Innern des Tieres sich verhält.

Zur Zeit der Rückkehr des Ma nach seinem normalen Platz ist er schon von den für den dem fertigen Ma eigenen Chromatinkörnern gefüllt, welche aber etwas blasser als bei vollkommen ausgebildeten Tieren aussehen und weniger dicht zusammengedrängt liegen. Außerdem besitzt der migrierende Ma mindestens einen Teil seiner Kernkörper, die im fertigen Hauptkern nicht mehr zu finden sind.

§ 38. Wachstum der Exconjuganten und Rekonstruktion plasmatischer Merkmale eines neutralen Tieres.

Bei jenen Arten (*D. gracile*, *D. ecaudatum*, *D. triloricatum*, *D. bubalidis*), wo der Unterschied zwischen Neutralen und Präconjuganten kein bedeutender ist und auf den Bau des Mi und das Fehlen einer der Vakuolen sich beschränkt, erfolgt der Rückkehr der Exconjuganten zum neutralen Typus ziemlich einfach durch deren allmähliges Wachstum.

Ganz anders bei solchen Formen wie *O. janus* und *Cycloposthium*, wo die Präconjuganten von neutralen Tieren durch wichtige morpho-

logische Merkmale sich unterscheiden. Nehmen wir z. B. *Cycloposthium.* Während neutrale Tiere 4—5 kontraktile Vakuolen besitzen, habe ich bei 10 darauf untersuchten Conjuganten in 7 Fällen nur je 2, in 3 Fällen nur je 3 Vakuolen gefunden. Dasselbe gilt auch für die frühen Exconjugationsstadien (Exemplare mit 2 Pronuclei, oder solche mit dem Syncaryon in Spindelstadium): von den 15 darauf studierten Individuen besaßen 6 je 2, 9 je 3 Vakuolen. Erst später beginnt die Ergänzung der Vakuolenzahl bis zur Norm, wobei dies bereits bei Exconjuganten mit im Entoplasma liegendem Ma geschieht: unter 25 Individuen dieser Gruppe wiesen 4 je 2, 13 je 3, 7 je 4 und 1—5 Vakuolen.

Ferner sehen wir, daß bei sogenannten vorderen Präconjuganten von *Cycloposthium* das hintere Körperende deformiert erscheint, weil sein halbmondförmiger Fortsatz von winziger Größe und unregelmäßiger Form, dabei auch nur an der dorsalen Seite des Hinterendes entwickelt ist. Außerdem sind die Caudalia vorderer Präconjuganten sehr klein und ihre Membranellen sehr zart und dünn (Taf. 15 Fig. 32). Dieselben Besonderheiten sind auch bei Conjuganten und frisch exconjugierten Tieren erhalten, wogegen auf späteren Stadien der Exconjugation sich das hintere Körperende schön halbmondförmig abrundet, während die Caudalia länger und mächtiger werden. Die erwähnten Veränderungen sind durch energisches Wachstum des Hinterkörpers bedingt, welches nach der für die Conjugation charakteristischen Wachstumspause beginnt.

Endlich werden bei sämtlichen Exconjuganten von *Cycloposthium*, sowohl hinteren wie vorderen während dieser Wachstumsperiode die normalen Verhältnisse zwischen der Länge und Breite des Körpers wieder hergestellt, indem die Tiere eine mehr längliche Gestalt als die Conjuganten erwerben.

Bei Macroexconjuganten von *O. janus* besteht die Rückkehr zum neutralen Typus lediglich in der Neubildung der hinteren, kleineren Vakuole, in dem Heranwachsen des Schwanzstachels und in einem gewissen Verlängern der hinteren Körperhälfte, welche bei Conjuganten etwas aufgetrieben erscheint (Taf. 14 Fig. 20). Alle diese Veränderungen treten erst nach der Bildung der Syncaryonspindel ein.

Am tiefsten eingreifend sind die Prozesse der Rekonstruktion bei den Microexconjuganten von *O. janus.* Gleich den Macroexconjuganten müssen die kleineren Formen erstens die ihnen fehlende kontraktile Vakuole wiederherstellen. Bei progamer Teilung erhält der Micropräconjugant die hintere Vakuole des Muttertieres. Allem

Anschein nach wird sie bei Microexconjuganten zur vorderen, während hinter ihr eine neue hintere Vakuole gebildet wird.

Aber besonders wichtig ist der Rekonstruktionsprozeß des Endoskeletts, welches dem Microconjuganten vollständig fehlt. Bei Microexconjuganten mit noch nicht copulierten Geschlechtskernen, sowie bei solchen mit dem Syncaryon im Spindelstadium gibt es immer noch kein Endoskelett. Erste Anlagen des neuen Skelettes werden erst bei solchen Microexconjuganten gefunden, wo das Syncaryon seine Teilung vollendet hat, wobei der kugeligen Plazenta ein halbsphärischer Mi angeschmiegt liegt (Taf. 14 Fig. 27). Bei manchen von derartigen Individuen entsteht an der Oberfläche der vorderen Körperhälfte eine zarte scheckige oder wabige Zeichnung — die erste Anlage der Prismen oder Waben, aus welchen eine vollkommen ausgebildete Skelettplatte besteht (Taf. 14 Fig. 27). Bei anderen Exemplaren verdicken sich schon diese Anlagen zu einer echten Platte, welche aber noch verhältnismäßig sehr dünn und zart ist: von solcher geringen Dicke bekommt man bei neutralen Tieren die Skelettplatte nie zu sehen. Hand in Hand dabei wird die Wandung der vorderen Körperhälfte infolge der Skelettausbildung aus runzeligen und schlaffen zu glatten und elastischen (Taf. 14 Fig. 28). Außerdem sieht man die Myoneme des pharyngealen Muskelkegels, welcher früher schlaff am Munde aufgehängt war, sich von innen an die Skelettplatte anhaften, wobei nur das vordere Drittel sämtlicher Muskelfibrillen frei bleibt um das sogenannte Diaphragma zu bilden.

Endlich wird das Skelett entsprechend dem fortgesetzten Wachstum des Microexconjuganten allmählich verdickt, die hintere Körperhälfte schwillt auf und somit erhält man zwar noch ziemlich kleine aber typisch gebaute neutrale Tiere. Dabei wächst besonders stark der zwischen der dorsalen Membranellenzone und dem hinteren Pole liegende Körperbezirk, wodurch die beim Microexconjuganten besonders weit nach hinten verschobene dorsale Membranellenzone eine für neutrale Tiere charakteristische Lage einnimmt.

Oft sieht man bei Beginn der Skelettrekonstruktion, daß die Skelettwabenanlagen noch nicht die Form voller Waben, sondern zahlreicher längsgerichteter kurzer Strichelchen haben, so daß man den Eindruck gewinnt, daß anfangs nur die der Längsachse des Tieres parallelen Wabenkanten sich entwickeln, um erst später von den übrigen (schräg oder perpendikulär zur Längsachse liegenden) Kanten ergänzt zu werden (Taf. 14 Fig. 27). Für die Möglichkeit einer solchen ungleichmäßigen Ausbildung der Waben scheinen manche Angaben Kapzoff's zu sprechen, welcher an der Ent-

wicklung des Chitins bei Insekten gearbeitet hat. Hypodermale Zellen der Insekten können das Chitin nicht nur gleichmäßig auf ihrer ganzen Oberfläche erzeugen, sondern auch dessen Produktion an gewissen Kanten der Zelle steigern, wogegen an anderen Kanten die Produktion in einem langsameren Tempo geht.

Wenn man alles über die Rekonstruktion des Microexconjuganten von *O. janus* zu einem neutralen Tier Gesagte ins Auge faßt, so ist man erstaunt wie ähnlich sie der Entwicklung eines mehrzelligen Organismus aus seiner Larve sind: manche Merkmale (larvale Organe) fallen während dieser Prozesse weg, während andere (definitive) neugebildet werden.

§ 39. Die Rekonstruktion der Exconjuganten bei *Isotricha ruminantium*.

Leider sind die persönlichen Erfahrungen, welche ich und T. W. Fedorowa an Exconjuganten von *Isotricha* hatten, sehr gering und lückenhaft, so daß noch vieles unerklärt bleibt. Die Exconjuganten von *Isotricha ruminantium* waren bereits von Braune und Schuberg angetroffen, aber meist als Monstrositäten angesehen; nur Braune (1913) spricht die Vermutung aus, daß vielleicht die von ihm gesehenen Exemplare in einer Beziehung zu geschlechtlichen Prozessen stehen können.

Es sind uns folgende Exconjugationsstadien von *Isotricha* bekannt geworden. Erstens sind uns Exemplare mit je zwei Plazenten und zwei Micronucleusanlagen bekannt. Im übrigen ganz den Conjuganten ähnlich besitzen diese Individuen zwei regelmäßige kugelrunde Plazenten, welche stets unweit voneinander im Protoplasma liegen. Jede Plazenta enthält einen runden Kernkörper, der von einem hellen Hof umgeben ist. Dicht an die Plazenten angeschmiegt sind die zwei halbkugelige Micronucleusanlagen gelagert. Dasselbe Stadium war von uns auch bei anderen holotrichen Infusorien aus dem Huftierdarm (*Blepharoprosthium*, *Bütschlia*) angetroffen, so daß es scheint, daß alle diese Ciliaten einen gemeinsamen Conjugationstypus haben. Meines Erachtens wird das beschriebene Stadium durch zweimalige Teilung des Syncaryon entstehen. Es könnte sich aber auch um einen Fall von Gonomerie handeln, indem wir mit je einem männlichen und weiblichen Mi und Ma zu tun hätten.

Ein zweites und zwar am häufigsten vorkommendes Stadium weist dieselbe Struktur auf mit der Ausnahme, daß es nur einen einzigen Mi besitzt (Textfig. S_1). Leider konnten wir nicht bestimmen,

in welcher Weise diese Zahlenreduktion der Micronuclei zustande kommt. Entweder geht der eine Mi verloren, oder ist der einzige Mi durch Verschmelzung zweier Micronuclei des vorher beschriebenen Stadiums entstanden. Man muß notieren, daß im Protoplasma der Exconjuganten keine Einschlüsse, welche als Überreste des zugrunde gegangenen Mi gedeutet werden könnten, zu beobachten sind. Falls unsere Vermutung über früheren gonomeren Zustand der beiden Ma und Mi richtig ist, so kann man die spätere Verschmelzung der beiden Mi zu einem einzigen als Wiederherstellung des diploiden Charakters des Mi ansehen.

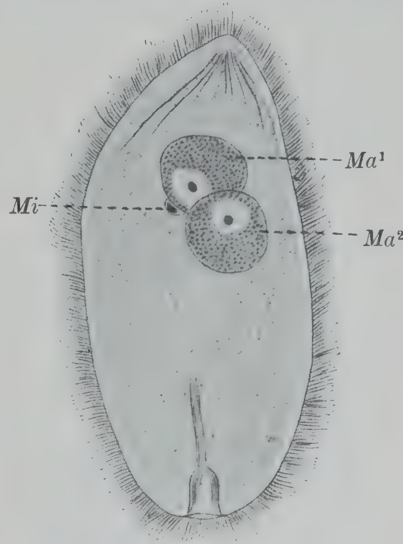


Fig. S_1.

Fig. S_1. *Isotricha ruminantium.* Exconjugant mit zwei Plazenten. Einer der Plazenten ist der einzige *Mi* dicht angeschmiegt. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

Obwohl uns weitere Stadien der Exconjugation bei *Isotricha ruminantium* nicht vorlagen, so glauben wir doch aus dem Vergleich mit *Isotricha prostoma* und anderen Darmholotrichen ganz sicher behaupten zu dürfen, daß im weiteren Verlauf der Rekonstruktion die beiden Plazenten zu einem einzigen definitiven Ma verschmelzen. Wir haben nämlich bei *Isotricha prostoma* öfters Exemplare gesehen, bei denen der ovale und sonst ganz normal aussehende Ma aus zwei voneinander unabhängigen Hälften bestand, welche durch einen engen aber ganz deutlichen Spalt getrennt waren. Ihm lag ein einziger Mi dicht an. Ein gleiches Stadium geht augenscheinlich auch bei *I. ruminantium* aus dem soeben beschriebenen hervor und führt weiter zu vollkommener Verschmelzung beider Hälften des Ma (d. h. beider Plazenten). Einen Nachweis dazu habe ich bei mehreren Holotrichen aus dem Pferdedarm erbracht, wie ich es in einem weiteren Aufsatz zu beschreiben beabsichtige.

Das Gesagte dürfte genügen, um zu zeigen, daß der ganze Rekonstruktionsvorgang des Kernapparats bei parasitischen Holotrichen anders gestaltet ist, als bei Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden.

§ 40. Gonomerie bei Exconjuganten von *Cycloposthium.*

Unter zahlreichen Exconjuganten in jener Probe des Pferdedarminhalts, in welcher eine starke Conjugationsepidemie von *Cycloposthium* gefunden wurde, habe ich sehr interessante Fälle von Gonomerie, d. h. der fortdauernden Selbständigkeit beider Pronuclei in Exconjuganten entdeckt. Bei der Mehrzahl der Exconjuganten erfolgt bald nach der Exconjugation die Copulation der Pronuclei, welche die Bildung eines einheitlichen Syncaryons zur Folge hat.

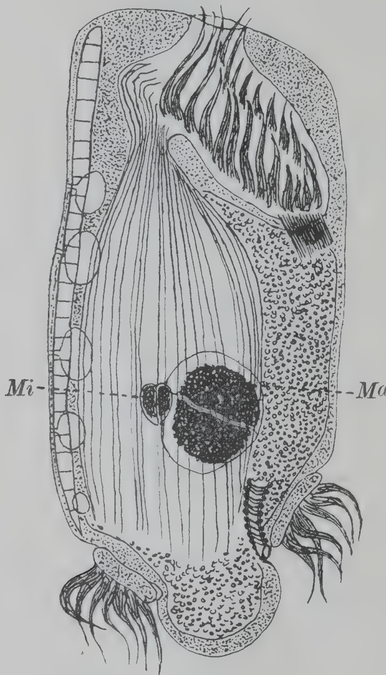


Fig. T_1.



Fig. U_1.

Fig. T_1. *Cycloposthium bipalmatum.* Ein gonomerer Exconjugant. *Mi* und Plazenta zweiteilig. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.
Fig. U_1. *Cycloposthium bipalmatum.* Ein gonomerer Exconjugant mit dreipoliger Kernteilungsfigur. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

Bei etwa 8 Proz. der Exconjuganten aber kommt es nicht zur Verschmelzung beider Geschlechtskerne, so daß sie und auch ihre Derivate mehr oder weniger lange ihre Selbständigkeit bewahren. Eine Neigung zur Gonomerie scheint nicht nur den Tieren aus der erwähnten Probe, sondern der ganzen Spezies zuzukommen, weil ich

unter 9 verschiedenen Proben, welche Exconjuganten enthielten, in drei davon gonomere Exconjugantenexemplare aufgefunden habe. Ob die Gonomerie vielleicht nur einigen Rassen von *Cycloposthium bipalmatum* eigen ist, muß zurzeit dahingestellt bleiben.

Bisher war unzweifelhafte Gonomerie unter den Protozoen nur bei *Amoeba diploidea* von Hartmann und Nägler festgestellt. Außerdem scheint mir die Conjugationsbeschreibung von *Colpoda*, welche Dehorne (1921) gegeben hat, darauf zu deuten, daß auch bei dieser Form die Kerne auf manchen Stadien im gonomeren Zustande sich befinden, obwohl der genannte Autor sich nur vermutungsweite darüber äußert.

Gonomerie kann bei *Cycloposthium* in recht verschiedenem Grade ausgeprägt sein, was zu einer ganzen Reihe verschiedener Rekonstruktionsbilder des Kernapparats führt, welche in folgendes System gebracht werden können.

1. Die Kerncopulation geschieht, aber wird nicht zu Ende gebracht, so daß ein zweiteiliges Syncaryon entsteht (Syncaryon bipartitum). Dabei legen sich die Pronuclei dicht aneinander um eine gemeinsame breite Spindel zu bilden, behalten aber ihre respektive Kernmembranen, so daß die Spindel von einer deutlichen Scheidewand längsgeteilt erscheint, welche auch während der Syncaryonteilung erhalten bleibt. Jede der polaren Spindelanschwellungen auf den späten Teilungsstadien ist aus zwei deutlichen, durch eine Scheidewand abgegrenzten Hälften zusammengesetzt (Taf. 17 Fig. 56). Endlich bleibt auch nach Vollendung der Teilung in den Tochterkernen, d. h. in der Plazenta und in der Micronucleusanlage ihre Doppelnatur erkennbar (Textfig. T_1), weil beide zweiteilig sind. Im übrigen ist die Gestalt beider Kerne normal. Der zweiteilige Ma stellt eine regelmäßige Kugel dar, wogegen der zweiteilige Mi die für den normalen Mi charakteristische Birnform annimmt. Daher soll man in derartigen Fällen von einem einzigen (aber zweiteiligen) Mi und Ma reden.

Als eine Variation dieses Typus kann eine einseitige Zweiteiligkeit gelten. Sie wird dadurch erzeugt, daß die Pronuclei, welche während der Copulation jeder zu einer Spindel sich umformen, mit einem Pol der letzten sich enger aneinanderlegen, als mit dem anderen. Solche an einem Pole divergierende Kerncopulationsbilder werden bei vielen Infusorien (z. B. *Paramaecium* u. a.) als Regel, bei *Cycloposthium* aber nur ausnahmsweise beobachtet. Indem aber bei *Paramaecium* und anderen beide Spindel sehr bald zu totaler Verschmelzung gebracht werden, wird bei *Cycloposthium* nur

derjenige Tochterkern, welcher aus den eng aneinandergeschmiegten Polen der Syncaryonspindel hervorgeht, zu einem einheitlichen Nucleus, wogegen der Kern, welcher aus divergierenden Spindelpolen seinen Ursprung nimmt, eine zweiteilige Kernfigur gibt. Eine derartige Zweiteiligkeit weist in manchen Fällen der Ma, in anderen der Mi auf, was deutlich dafür spricht, daß die engere Verschmelzung ganz gleichgültig entweder an macronucleären oder an micronucleären Polen der doppelten Spindel stattfindet.

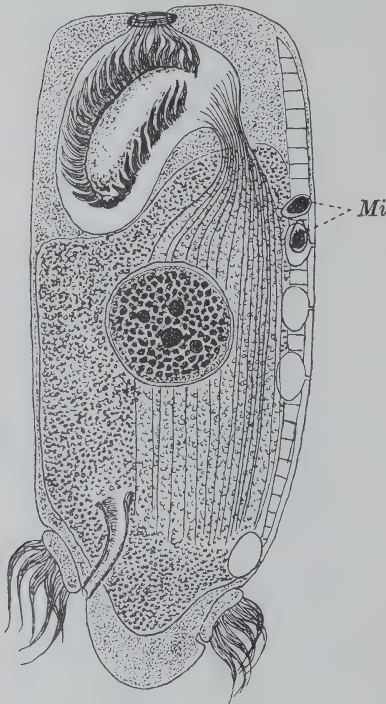


Fig. V_1.

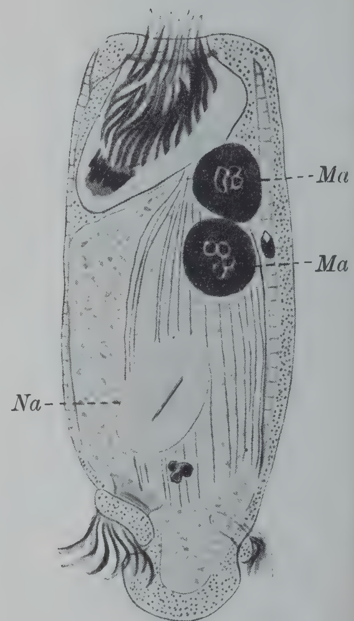


Fig. W_1.

Fig. V_1. *Cycloposthium bipalmatum.* Ein gonomerer Exconjugant mit zwei *Mi* (bereits hinter dem Schlunde gelagert) und einer einzigen Plazenta. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

Fig. W_1. *Cycloposthium bipalmatum.* Ein gonomerer Exconjugant mit einem *Mi* und zwei Plazenten. *Na* = ein aufgefressenes Stärkekorn. Comp. Oc. 4, Obj. 2 mm.

Eine weitere Variation des ersten Typus ist durch solche Individuen repräsentiert, wo das Syncaryon eine echte dreipolige Teilungsfigur bildet. Der eine Pol der Figur, von diploidem Charakter, produziert einen einheitlichen diploiden Kern, der entweder

zu einem Ma oder zu einem Mi sich differenziert (Textfig. U_1). Die beiden anderen Pole werden infolge noch stärkeren (als im vorher beschriebenen Falle) Divergenz der entsprechenden Spindelenden gebildet, wobei ein jeder davon von seiner Substanz einen selbständigen gonomeren, d. h. haploiden Kern entstehen läßt. Einer der letzten ist männlicher, der andere weiblicher Herkunft, wobei sie entweder als Mi oder als Ma sich entwickeln können, was davon abhängt, welche Bedeutung der aus den zusammengeschmolzenen Enden hervorgegangene diploide Kern bekommt. Somit sind bei der soeben erwähnten Teilungsart drei Chromosomentochterplatten erzeugt — die eine mit einem diploiden, die übrigen zwei mit einem haploiden Chromosomenassortiment. Als Resultat der Teilung entstehen Tiere mit zweierlei Kernapparat: a) mit einem Ma und zwei Mi (Textfig. V_1) und b) mit zwei Ma und einem Mi (Textfig. W_1). Im ersten Falle werden manchmal Tiere getroffen, in welchen die Trennung der Mi keine vollkommene ist, so daß die beiden birnförmigen Mi mit ihren schmalen achromatischen Enden unter einem spitzen Winkel aneinanderhaften (Textfig. U_1).

Die Rekonstruktion der haploiden Mi und Ma geht in derselben Weise fort, wie die der diploiden Kerne; der rekonstruierte haploide Mi erhält eine birnförmige, der Ma — eine kugelrunde Gestalt.

2. Zweite Kategorie von gonomenen Fällen setzt sich aus solchen Tieren zusammen, wo keine Copulation der Kerne überhaupt stattfindet, sondern jeder Pronucleus sich selbständig zu teilen beginnt. Ziemlich oft bekommt man zu sehen, daß die dicht aneinander getretenen Geschlechtskerne doch nicht verschmelzen, aber je eine selbständige Spindel bilden (Taf. 17 Fig. 59). Manchmal liegen diese Spindeln ganz dicht beieinander, bei anderen Exemplaren bleibt zwischen ihnen ein deutlicher freier Raum. Meistens sind die Längsachsen beider Spindeln einander parallel, doch manchmal können sie auch einander perpendikular liegen. Die Teilung wird bis zu Ende geführt, so daß das Tier vier Kerne erhält (Textfig. X_1).

In der Mehrzahl solcher Fälle gibt jede Spindel an einem ihrer Pole ein Mi, am anderen ein Ma, wobei bei paralleler Stellung der Spindeln gleichwertige Kerne an der Lage nach gleichen Polen entstehen. So entstehen Tiere mit je zwei haploiden Mi und zwei haploiden Ma. Davon ist der eine Assortiment, d. h. Mi + Ma männlicher, der andere weiblicher Herkunft.

Es ist aber interessant, daß in gewissen Fällen der Charakter

der Teilprodukte für beide Spindeln ein ganz verschiedener sein kann. So hatte ich bei mehreren Tieren Gelegenheit, ohne jeden Zweifel zu beobachten, daß die eine der nahe aneinander liegenden Spindeln an ihren Polen zwei Mi, die andere — zwei Ma entstehen läßt (Taf. 17 Fig. 57, 58). Wie man sieht, müssen auf diese Weise wie oben Exconjuganten mit doppeltem Kernassortiment sich bilden, aber mit Kernen von ganz anderer Herkunft. Hier stammen die

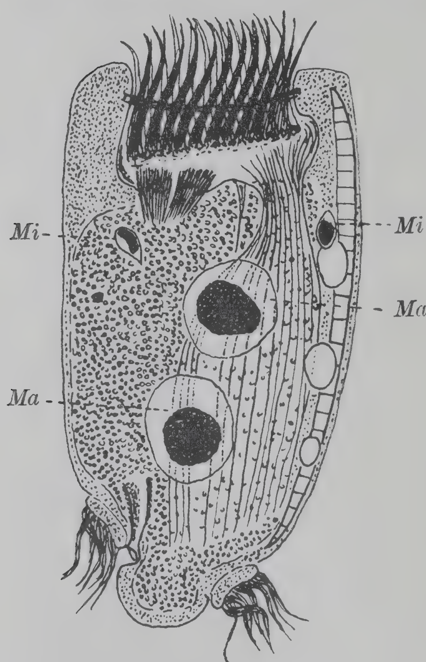


Fig. X_1.

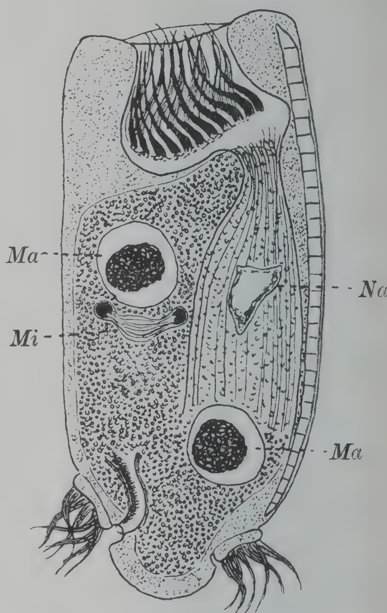


Fig. Y_1.

Fig. X_1. *Cycloposthium bipalmatum.* Ein gonomerer Exconjugant. Das Tier enthält je zwei haploide *Mi*- und *Ma*-Anlagen. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

Fig. Y_1. *Cycloposthium bipalmatum.* Ein gonomerer Exconjugant. Einer der Geschlechtskerne hat sich schneller als der andere geteilt und zwei *Ma*-Anlagen geliefert. Der andere ist im Begriff sich in zwei *Mi* zu teilen. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

beiden Mi von dem einen, die beiden Ma von dem anderen Pronucleus. Besonders klar sieht man das bei solchen Tieren, wo die Teilung der einen Spindel derjenigen der anderen vorauseilt (Textfig. Y_1). So beobachtete ich Tiere, in welchen zwei haploide Plazenten nebst einer Spindel, deren Endanschwellungen micronucleären Charakter besaßen, sich befanden.

Es ist leicht zu ersehen, von welcher kolossalen Wichtigkeit dieser Umstand für den erblichen Charakter des gegebenen Individuums sein muß, wenn das letzte später sein Kernapparat erfolgreich rekonstruiert und sich in ein neutrales Tier verwandelt. Ein solches Tier muß in seinem somatischen Kern ausschließlich die Chromosomen resp. Konstitutionsmerkmale des einen Conjuganten, in seinem generativen Kern oder Mi nur die des anderen Conjuganten enthalten. Wenn wir diesen Gedankengang weiter verfolgen, so kommen wir zum paradoxalen Schlusse, daß ein solches Tier während seiner ungeschlechtlichen Vermehrung das Aussehen jenes Conjuganten zeigen kann, von welchem sein Ma stammt; nach

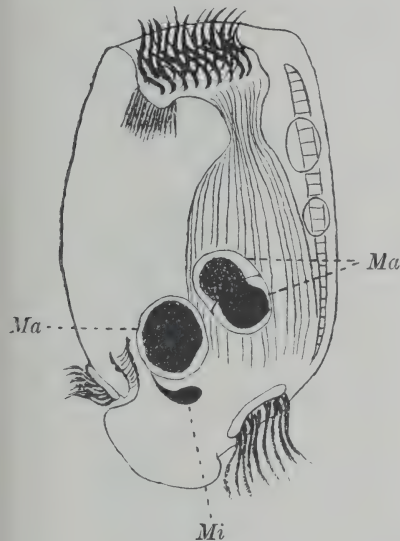


Fig. Z_1.



Fig. A_2.

Fig. Z_1. *Cycloposthium bipalmatum.* Ein gonomerer Exconjugant mit einem *Mi-* und drei *Ma*-Anlagen. Zwei der letzteren sind dicht aneinander geschmiegt. Comp. Oc. 4. Obj. hom. Imm. 2 mm.

Fig. A_2. *Cycloposthium bipalmatum.* Ein gonomerer Exconjugant mit drei *Mi-* und einer *Ma*-Anlage. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

Conjugation aber können bei ihm plötzlich Merkmale des anderen Conjuganten, aus dessen Pronucleus sein Mi entstanden war, auftauchen.

Weiter fand ich Exemplare mit noch mehr unregelmäßig verteilten Kernsubstanzen. Und zwar teilt sich die eine Spindel ganz normal in einen Mi und Ma. Die andere dagegen produziert an ihren Enden gleichwertige Kerne, d. h. entweder zwei Mi oder zwei Ma.

Bei derartigen Tieren sind zwei Möglichkeiten gegeben: entweder sind es Individuen mit einem haploiden Mi und drei haploiden Ma, oder solche mit drei Mi und einem Ma (Textfig. Z_1 und A_2).

In sehr seltenen Fällen endlich wird die Zahl der Kerne noch bedeutender. Ich habe Tiere gesehen, welche mit vier Mi und zwei Ma, mit einem Mi und fünf Ma, mit vier Mi und vier Ma versehen waren (Textfig. B_2, C_2). In welcher Weise solche Kombinationen entstehen, bin ich leider nicht imstande zu entscheiden. Vielleicht stammen sie von manchen anomalen Conjugationen, von welchen wir

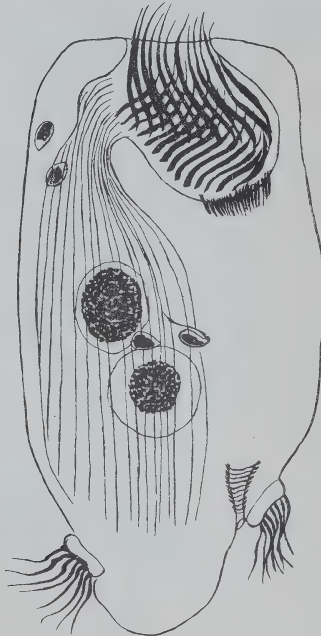


Fig. B_2.

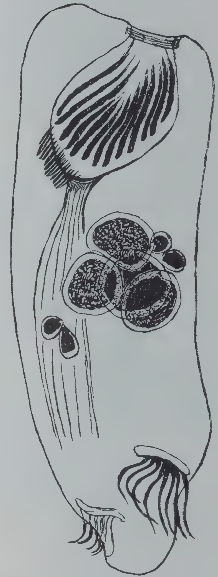


Fig. C_2.

Fig. B_2. *Cycloposthium bipalmatum.* Ein gonomerer Exconjugant mit vier *Mi*- und zwei *Ma*-Anlagen. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.
Fig. C_2. *Cycloposthium bipalmatum.* Ein gonomerer Exconjugant mit je vier *Mi*- und *Ma*-Anlagen. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

später reden werden. Allem Anschein nach sind solche stark von der Norm abweichende Exemplare von *Cycloposthium* zu einer Weiterentwicklung und Rekonstruktion des Kernapparats unfähig.

Aus allem, was oben über Gonomerie von *Cycloposthium* gesagt wurde, erhellt, daß das Verhalten von gonomeren Spindeln einen zweifachen Charakter haben kann. In der einen Kategorie der Fälle wirken die Spindeln regulierend aufeinander, so daß jede davon sich

unter einem gewissen Einfluß der anderen teilt. Das sieht man z. B. bei solchen Tieren, wo bei paralleler Lage beider Spindeln an der Lage nach gleichen Polen derselben gleichwertige Kerne (d. h. entweder Mi oder Ma) sich differenzieren. Ein anderes Beispiel liefern Exemplare, bei welchen der eine Pronucleus dem anderen in der Teilung vorauseilt und zwei gleichwertige Kerne entstehen läßt (z. B. Macronuclei). Dann gibt die andere Spindel auch zwei gleichwertige Kerne, aber entgegengesetzter Bedeutung (in diesem Beispiel zwei Micronuclei).

Zu der anderen und zwar viel selteneren Kategorie gehören Tiere, wo eine gegenseitige Wirkung der Pronuclei vollkommen fehlt. So haben wir gesehen, daß manchmal, obwohl die eine Spindel normalerweise je ein Mi und Ma liefert, die andere zwei gleichwertige Kerne, d. h. zwei Mi oder zwei Ma entstehen läßt. In solchen Fällen sind die somatische und die generative Kernsubstanz unregelmäßig verteilt.

Die prospektive Potenz jeder (haploiden) Spindel ist also sehr weit; so daß es unmöglich wird ihre prospektive Bedeutung vorauszusagen.

Von großer Bedeutung ist die Tatsache, daß aus beiden Tochterplatten einer haploiden Spindel Mi oder Ma entstehen können, was keinen Zweifel darüber läßt, daß bei der Syncaryonteilung jeder Tochterkern anfangs totipotent ist und erst nachträglich entweder seine Totipotenz beibehält (der Mi), oder in einen somatischen Kern sich verwandelt.

Was die relativen Zahlenverhältnisse verschiedener Kategorien von gonomeren Exconjuganten betrifft, so sind unter ihnen solche am zahlreichsten (etwa 44 Proz. der ganzen Zahl), die einen doppelten Assortiment der Kerne, d. h. zwei Mi und zwei Ma besitzen. Andere ziemlich zahlreiche Kategorie bilden Exemplare mit einem Mi und zwei Ma (36 Proz.). Die Tiere mit zwei Mi und einem Ma sind in 12 Proz. und endlich solche mit mehr als vier Kernen — in 8 Proz. der ganzen Zahl der gonomeren Individuen vorhanden. Tiere, wo der Kernapparat kein doppelter, sondern ein zweiteiliger ist, sind in dieser Aufzählung außer Acht gelassen.

§ 41. Das weitere Schicksal der gonomeren Exconjuganten von *Cycloposthium*.

Viele Befunde zwingen mich zur Annahme, daß gonomere Tiere nicht nur während langer Zeit lebensfähig bleiben, sondern mindestens

in einem Teil der Fälle zu vollkommener Selbstregulation befähigt sind. Deren längeres Weiterleben ist für gonomere Tiere erstens dadurch bewiesen, daß sie öfters Nahrungseinschlüsse (welche bei Conjuganten fehlen) enthalten, zweitens aber durch ihr beträchtliches Anwachsen im gonomeren Zustand. So sind die meisten Conjuganten nur 60 μ lang, indem nur sehr wenige unter ihnen die maximale Länge von 70 μ erreichen. Die gonomeren Exconjuganten dagegen sind nur selten unten 70 μ, viele von ihnen aber werden 80, sogar 90 μ lang — ein Wachstumsstadium auf dem normale neutrale Tiere bereits zur Teilung schreiten können. Daraus folgt, daß gonomere Tiere nach Exconjugation eine Körperlängezunahme von 20—30 μ erfahren.

Den ausgewachsenen gonomeren Exconjuganten kommt noch ein anderes Merkmal der Rekonstruktion des normalen Baues zu: ihr Mi bekommt die Fähigkeit nach seinem definitiven Platz, d. h. hinter den Schlund zu migrieren. Falls der Exconjugant zwei Mi besitzt, erfahren beide die genannte Ortsveränderung und legen sich, hinter den Schlund gelangt, einer hinter den anderen. Ihre Längsachse fällt wie gewöhnlich mit der des ganzen Körpers zusammen, ihr stumpfer und spitzer Pol können aber verschieden, d. h. nach vorne oder nach hinten orientiert sein (Textfig. V_1, W_1).

Endlich gelang es mir bei drei Exemplaren auch das Migrieren des Ma nach seinem normalen Platz zu beobachten. In einem Falle war es ein Individuum mit zwei Mi, die bereits an Ort und Stelle sich befanden, und mit einem Ma, der schon zur Hälfte hinter den Schlund eingedrungen war. Ein anderes Exemplar enthielt ein Mi (bereits in seiner normalen Lage) und zwei Ma. Zwar hatten die letzteren noch eine kugelige Form, doch befanden sie sich auf dem Niveau der Schlundverengung, da wo der Übergang des Ma hinter den Schlund stattfindet, und außerdem ließen beide Ma je einen deutlichen Ausläufer bemerken, welcher ihre Bewegung in der Schlundrichtung bewies.

Der dritte Fall war besonders interessant. Das betreffende Exemplar enthielt zwei Mi (an ihrem normalen Platz) und zwei Ma, von welchen einer bereits vollkommen hinter den Schlund eingedrungen war und eine wurstförmige Gestalt angenommen hat (Textfig. D_2). Der andere Ma hat denselben Prozeß des Eindringens begonnen und zur Hälfte hinter den Schlund gelangt, wo er mit seinem hinteren Ende den ersten Ma unmittelbar berührte; sein anderes Ende steckte noch im Entoplasma, gerade da wo bei normalem diploiden hackenförmigen Ma sein kurzer Hackenschenkel

sich befindet. Beide Ma wiesen eine für den vollkommen ausgebildeten Ma charakteristische Struktur. Außerdem konnte man am erwähnten Exemplar dicht hinter seiner Mitte unter der Cuticula eine leichte gürtelartige Querrinne entdecken, welche auf den Beginn der ersten Teilung des Exconjuganten hindeutete (Textfig. D_2). Ein derartiger Anlauf des Tieres zur Teilung zeigt sicher, daß alle Reorganisationsprozesse und die Wachstumsperiode des Tieres schon zu Ende sind: das Tier hat seinen erwachsenen Zustand erreicht und ist zur Bildung der folgenden Generation auf ungeschlechtlichem Wege angelangt.

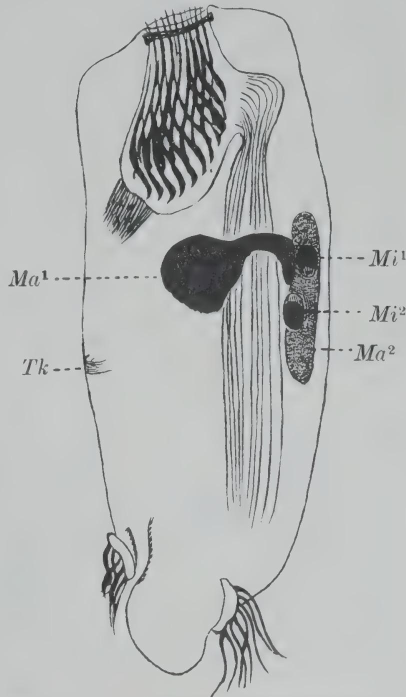


Fig. D_2. *Cycloposthium bipalmatum.* Ein gonomerer Exconjugant mit je zwei *Mi-* und *Ma.* Die beiden *Mi* und einer der *Ma* bereits hinter den Schlund gelangt. Auch der zweite *Ma* beginnt hinter den Schlund zu wandern. Das Tier fängt an sich zu teilen, was nach der äquatorialen Teilungsrinne (*Tk*) zu sehen ist. Comp. Oc. 4, Obj. hom. Imm. 2 mm.

Nie habe ich die Regulation des gonomeren Kernapparats durch sekundäre Verschmelzung der Kerne beobachtet. Andererseits habe ich nie ausgewachsene Tiere mit vollkommen ausgebildetem Kernapparat angetroffen, bei welchen etwaige Spuren der Kerngonomerie erhalten wären. Darum und auf Grund der eben erwähnten drei Exemplare muß ich annehmen, daß eine Regulation durch Verschmelzung der gleichwertigen Kerne doch stattfindet, was bei reicherem Material wohl direkt erwiesen werden könnte. Allem Anschein nach wird sie auf die spätesten Wachstumsstadien verlegt, d. h. auf die Periode, wenn alle Komponenten des gonomeren Kernapparates bereits in den engen Spaltraum zwischen dem Pharynx und der dorsalen Körperwand eingedrungen sind. Dieser Moment ist vielleicht für die Kernverschmelzung auch dadurch am ehesten geeignet, weil die Kerne hier zusammengedrängt und in enger Berührung sich befinden.

§ 42. Gonomerie bei anderen Infusorien.

Indem ich auf Beispiele der Gonomerie in der Literatur über Infusorien suchte, bin ich auf die Arbeit von Dehorne (1921) über Conjugation bei *Colpidium* (und *Paramaecium*) gestoßen. Es scheint, daß bei dieser Infusoriengattung die Kerne normalerweise längere Zeit gonomeren Charakter besitzen, obwohl der Autor sich darüber nicht deutlich auszusprechen wagt. Die Gonomerie von *Colpidium* ist in dem Sinne schwächer als bei *Cycloposthium* ausgeprägt, daß die Mi und Ma der Exconjuganten nur zweiteilig sind, nie aber in einer doppelten Zahl, also im haploiden Zustande auftreten.

Die Zweiteiligkeit des Ma geht bald nach dessen Verwandlung in den fertigen Macronucleus verloren. Was den Mi betrifft, so ist es interessant, daß seine Zweiteiligkeit, welche auch bald nach der Exconjugation verwischt wird, sich von neuem bei Anfang eines neuen Conjugationsprozesses auftritt, denn die Reifungsspindeln der Conjuganten erscheinen längsgespalten. Leider sind Dehorne's Angaben über die Conjugation von *Colpoda* zu fragmentär um daraus den vollen Verlauf der Veränderungen des Kernapparates rekonstruieren zu können.

Längsgespaltene und somit auf Gonomerie hinweisende Teilungsspindeln sind auch bei *Cryptochilum echini* von Russo (1918) beobachtet worden, welcher aber irrtümlicherweise solche Bilder als eine besondere Art der longitudinalen Kernteilung auffaßt.

Ich habe manche Gründe die Anwesenheit der Gonomerie auch bei mehreren parasitischen Holotricha aus dem Darm der Huftiere anzunehmen.

Es scheint, daß bei näherer Untersuchung die Gonomerie bei Ciliaten ziemlich verbreitet ist, wobei sie manchmal (*Cycloposthium*) ausnahmsweise, in anderen Fällen aber (*Colpoda*) als Regel auftritt

§ 43. Zusammensetzung einer Infusorienpopulation und Wachstumsperioden im Lebenscyclus der Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae.

Pearl (1907) bemerkt, indem er über „assortative mating" bei *Paramaecium* schreibt, daß unter den Ursachen, welche den geringeren Unterschiedsgrad zwischen der Länge der Conjuganten im Vergleich mit dem entsprechenden Unterschied bei willkürlich aus der Population herausgegriffenen Individuen bestimmen, man den Umstand annehmen kann, daß alle Conjuganten Tiere aus einer und derselben

Lebensperiode von *Paramaecium* sind, wogegen in der ganzen Population Individuen von verschiedenem Alter zusammengemischt sind. Die Paramäcien aber stellen mit ihrem gleichmäßigen Cilienkleid, einfacher länglich-ovaler Gestalt und dem Fehlen anderer scharf ausgeprägten Merkmale (wie Dornen, Fortsätze usw.), ein sehr ungünstiges Objekt für das Fraktionieren einer Population in ihre Bestandteile und für die Unterscheidung verschiedener Wachstumsstufen vor.

Die von mir untersuchten parasitischen Infusorien bilden ein weit günstigeres Material für solche Untersuchungen, was ich an einer Population von *Cycloposthium*, welche in Conjugationsepidemie sich befand, zu zeigen beabsichtige. Dieser Versuch soll uns zeigen, aus welchen Kategorien von Individuen eine Population besteht und welche Rolle eine jede Kategorie im Lebenscyclus der Infusorien spielt.

Schema.

Wenn wir eine große Anzahl Tiere, welche einer und derselben Population von *Cycloposthium* angehören, durchmustern, so bemerken wir sofort, daß die Population im ganzen sehr buntscheckig erscheint, wobei ihre Komponenten in mehrere Kategorien zerfallen, die durch manche morphologische Merkmale ausgezeichnet und für verschiedene Stadien des Lebenscyclus charakteristisch sind. Nach der Aufstellung solcher Kategorien habe ich 50 Exemplare jeder Sorte auf ihre Länge hin genau gemessen, um damit Aufschlüsse über etwaige Wachstumsperioden im Leben von *Cycloposthium* zu erhalten. Die gewonnenen Resultate sind auf der beigelegten Tabelle gegeben.

Die Tabelle besteht erstens aus 8 vertikalen Reihen, deren jede einer besonderen Kategorie der Tiere entspricht: 1. Präconjuganten. 2. Conjuganten. 3. Exconjuganten mit Syncaryon im Spindelstadium. 4. Exconjuganten mit kugelförmigem Ma (Plazenta). 5. Ausgewachsene neutrale Tiere. 6. Neutrale Tiere am Beginn der Teilung. 7. Tiere auf späten Stadien der progamen Teilung. 8. Tiere auf späten Stadien der gewöhnlichen Teilung.

Jede Reihe ist wiederum in mehrere horizontale Zeilen geteilt, welche als Klassen bezeichnet Exemplare von derselben Kategorie aber von verschiedener Körperlänge enthalten. Im ganzen sind elf (I—XI) solcher Klassen vorhanden, welche den Körperlängen von 40 (36—45), 50 (46—55) . . . bis 140 (136—145) μ entsprechen, In jeder horizontalen Reihe ist die entsprechende Individuenmenge durch eine geschwärzte Kolonne wiedergegeben.

Bei sorgfältiger Analyse der Tabelle bemerken wir einen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen der Angehörigkeit des Tieres zu einer gewissen Kategorie und seiner Körperlänge.

Die winzigsten Komponenten der Population gehören zu der Präconjugantenkategorie, deren Länge im Bereich von 36—75 μ variiert, wobei die Mehrzahl der Präconjuganten 56—65 μ lang sind.

Die zweite Kategorie, welche aus Conjuganten besteht, bietet ziemlich das gleiche Bild dar mit dem Unterschied, daß hier die Zahl der Individuen III. Klasse (60 μ) sich etwas vermindert, die der IV. Klasse (70 μ) dagegen etwas größer erscheint. Aus dem soeben Gesagten kann man den Schluß ziehen, daß während der Conjugation gar kein Wachstum der Tiere stattfindet.

An der dritten Kategorie, welche aus frühen Exconjuganten besteht, sieht man, daß die Kurve hier deutlich nach oben verschoben ist: einerseits fehlen die Repräsentanten I. Klasse vollkommen, andererseits scheint die Zahl der Individuen, welche IV. Klasse (70 μ) angehören, beträchtlich vermehrt (30 Proz. der ganzen Zahl), wogegen diese Klasse bei den Conjuganten (zweite Kategorie) viel schwächer vertreten war. Dieser Umstand zeigt ohne Zweifel, daß vom Moment der Exconjugation an die Infusorien zu wachsen beginnen; damit geht auch das Vorhandensein der Nahrung auf den frühesten Exconjugationsstadien Hand in Hand. Andererseits sieht man, daß der Kern bereits im Syncaryonzustand alle wichtigsten Funktionen des Organismus, seine ungeschlechtliche Vermehrung ausgeschlossen, zu kontrollieren und regulieren vermag. Daher ist das Vorhandensein eines ausgebildeten Ma oder sogar

einer Plazenta gar nicht dazu nötig, um das Tier normal physiologisch leistungsfähig zu machen.

Die folgende, vierte Kategorie ist von den Exconjuganten gebildet, bei welchen das Syncaryon bereits in den Mi und Ma geteilt ist, der letztere aber noch eine kugelige Form der Plazenta hat und irgendwo im Entoplasma liegt. Im Vergleich mit der vorhergehenden Kategorie zeigt diese Gruppe ein deutliches Anwachsen der Tiere. Man sieht hier nur sehr wenige Individuen in der III. Klasse (56—65 μ) verharren, etwa 30 Proz. gehören zu der IV. Klasse (66—75), wogegen die meisten (45 Proz.) die V. (76 bis 85 μ) und mehrere (15 Proz.), sogar die VI. (86—95 μ) Klasse erreichen. Wenn wir noch eine weitere Fraktionierung durchführen wollten und noch eine vertikale Reihe für gonomere Exconjuganten desselben Stadiums in unsere Tabelle eingeschoben hätten, so hätten wir gesehen, daß die Komponenten dieser Kategorie in denselben Klassen aber in etwas anderer relativen Anzahl sich befinden. Und zwar gehören die meisten (60 Proz.) unter den gonomeren Exconjuganten nicht zu der V., sondern zu der IV. (66—75 μ), wogegen nur 15 Proz. in der V. (76—85 μ) und 10 Proz. in der VI. (86—95 μ) Klasse zu finden sind. Wenn man die angeführten Zahlen untereinander und mit den in der dritten Kategorie angebrachten vergleicht, so kommt man zu folgendem Schlusse: 1. Auch auf dem Stadium des kugeligen Ma wird energisches Wachstum der Tiere fortgesetzt. 2. Dieses Wachstum ist bei Exemplaren mit normalem Kernapparat intensiver als bei denen mit gonomeren Kernen. Somit übt die Gonomerie einen hemmenden Einfluß auf das Wachstum von *Cycloposthium*.

Die Exconjuganten der vierten Kategorie mit kugeligem Ma stehen schon nicht besonders stark den Tieren der folgenden fünften Kategorie an Länge nach. Diese fünfte Kategorie enthält vollkommen ausgewachsene neutrale Tiere, bei welchen Ma und Mi bereits an ihren normalen Ort und Stelle sich befinden. Die für diese Kategorie gegebene Kurve unterscheidet sich von der vorhergehenden nur dadurch, daß hier eine größere Zahl (etwa 30 Proz.) der Tiere in die VI. Klasse übergetreten ist, und weiter durch das Vorhandensein einiger Exemplare, welche sogar die VII. Klasse (96 bis 105 μ) erreicht haben. Daraus erhellt, daß die Hauptperiode des Wachstums auf das Exconjugantenstadium fällt, dagegen nach dem Erreichen der definitiven Gestalt des Kernapparats das Tier entweder viel langsamer wächst, oder diese Periode verhältnismäßig kurz ist, weil das Tier bald zur ersten metagamen Teilung schreitet.

In der folgenden vertikalen Reihe sind Tiere angebracht, welche im Anfangsstadium der Teilung, und zwar vor der Teilung des Mi in zwei Tochternuclei, sich befinden. Diese sechste Kategorie, mit den Neutralen im Ruhestadium verglichen, zeigt, daß während der ersten Teilungsstadien ein ziemlich intensives Körperwachstum stattfindet. Die hierher gehörenden Tiere sind in annähernd gleicher Zahl zwischen den Klassen VI, VII und VIII verteilt, wobei etwa 8 Proz. der ganzen Anzahl sogar in die Klasse IX (116—125 μ) hinaufsteigen. Es kommen also ca. 60 Proz. der Tiere dieser Kategorie auf solche Klassen, welche in der vorhergehenden Reihe gänzlich fehlen.

Individuen auf späteren Teilungsstadien, wenn der Mi bereits in zwei Tochterkerne durchschnürt erscheint, können sehr leicht zu zwei Kategorien gruppiert werden, je nachdem sie eine progame oder eine gewöhnliche Teilung erleiden. Die Tiere, die sich progam teilen, sind in der 7., die in der gewöhnlichen Teilung sich befindenden dagegen in der 8. vertikalen Reihe untergebracht. Ein greller Größenunterschied zwischen den Komponenten beider Kategorien fällt sogleich in die Augen. Bei progam sich teilenden Tieren sind weit die meisten in den Klassen VII und VIII zusammengedrängt, d. h. sie behalten dieselben Körperdimensionen wie die Individuen am Beginn der Teilung (6. Kategorie). Bei gewöhnlicher Teilung dagegen (8. Reihe) sind etwa 46 Proz. der Tiere in der IX. Klasse (116—125 μ) zu finden, während 36 Proz. die X. (126—135 μ) und 8 Proz. sogar die XI. (136—145 μ) Klasse erreichen.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß während der späteren Phasen der progamen Teilung jedes Wachstum sistiert wird, so daß die entsprechenden Individuen bei verhältnismäßig geringer Körperlänge in der sechsten Kategorie verbleiben. Hieraus stammt auch die geringe Länge der Präconjuganten, welche als Resultat der progamen Teilung entstehen. Was die gewöhnliche Teilung anbelangt, so ist sie auf allen Stadien von einem intensiven Wachstum begleitet. Daher sind die entsprechenden Tiere, sowohl als ihre Teilprodukte größer als die progam sich teilenden und die Präconjuganten. Die Durchschnürung der progam sich teilenden Individuen führt uns zur ersten vertikalen Reihe, die der in gewöhnlicher Teilung begriffenen zu den kleinsten Komponenten der sechsten Reihe.

Wie mir scheint, gibt meine Tabelle ein sehr übersichtliches Bild der Infusorienpopulation, wobei sie ziemlich genau verschiedene Seiten ihrer Lebenstätigkeit abspiegelt. Man sieht, daß im Lebens-

cyclus von *Cycloposthium* Perioden starken Wachstums mit Wachstumspausen abwechseln. Letzte Stadien der progamen Teilung, Präconjugantenzustand und die ganze Conjugationsperiode sind durch vollkommenen Wachsstumsstillstand charakterisiert. Das Wachstum beginnt erst nach der Conjugation, wobei es die ganze Zeit bis zur Wiederherstellung des normalen Kernapparates fortdauert. Neutrale Individuen sind als ausgewachsene zu deuten, indem augenscheinlich auf dieses Stadium ein Wachstumsstillstand fällt, welcher mit dem Beginn der Teilung aufhört. Die gewöhnliche Teilung, welche zur Bildung neuer neutraler Tiere führt, kennzeichnet eine zweite Periode starken Wachstums. Die kleinen durch Teilung entstandenen neutralen Individuen beginnen wieder sofort zu wachsen, bis sie ihre volle Größe erreicht haben.

Wenn wir eine Population zwischen zwei Conjugationsepidemien zur Untersuchung benützen, so wird das Bild viel einfacher, weil wir dann aus unserer Tabelle die vertikalen Reihen 1—4 und 7 ausschalten müssen.

Es wäre von Interesse analoge Lebenscycluskurven auch für solche freilebende Infusorien, welche dazu mit genügend scharfen morphologischen Merkmalen versehen sind, herzustellen.

§ 44. Fälle anormaler Conjugation und deren Bedeutung.

Indem ich im ganzen mehrere Tausend Präconjuganten, Conjuganten und Exconjuganten durchmustert habe, kann es uns nicht wundern, daß unter ihnen eine gewisse, obwohl geringe Zahl anormaler Exemplare sich befand. In den der Conjugation der Infusorien gewidmeten Schriften war schon öfters von verschiedenen Anomalien die Rede, wobei aber meistens keine Versuche solche Monstrositäten zu systematisieren und die Art und Weise ihrer Entstehung zu erklären gemacht wurden.

Auf Grund meiner eigenen Untersuchungen war ich imstande, in meinem Material mehrere verschiedene Kategorien von Anomalien aufzustellen, welche auch verschiedenen Ursachen ihre Entstehung verdanken: 1. Manche der Anomalien hängen von verschiedenem Teilungstempo des Mi in beiden Conjuganten ab. 2. Andere sind von einer Unregelmäßigkeit im Übergang des männlichen Pronucleus in den Partner verursacht. 3. Die dritte Anomaliensorte ist mit manchen Unregelmäßigkeiten in dem Prozesse der Kerncopulation verknüpft.

1. Als Regel verlaufen die Reifungsteilungen des Mi in beiden Conjuganten eines Paares mit gleicher Geschwindigkeit, also synchron. In einzelnen Fällen aber kann das Teilungstempo der Reifeteilungen in beiden Partnern verschieden sein. Die Ursachen dieses Unterschiedes sind bis jetzt unklar geblieben. A priori kann man sich vorstellen, daß sie einfach auf individuellen Variationen in der Teilungsgeschwindigkeit der Mi verschiedener Individuen beruhen. Doch haben meine Untersuchungen an Ophryoscoleciden und *Cycloposthium* eine andere Ursache dieser Anomalie ans Licht gebracht. In den meisten Fällen entsteht die Anomalie ohne jeden Zweifel infolge eines Alterunterschiedes der conjugierenden Präconjuganten. Wir haben schon gesehen, daß bei vielen untersuchten Arten unter den ganz normalen Präconjuganten in einer geringen Zahl auch solche angetroffen werden, bei welchen der Mi auf den letzten Teilungsstadien sich befindet oder gar in zwei selbständige Kerne, welche die Gestalt kurzer tonnenförmiger Spindeln aufweisen, sich durchgeschnürt hat. Es sind Präconjuganten, welchen es während langer Zeit keinen Partner zu finden gelungen ist, so daß die Reifungserscheinungen bei ihnen noch vor der Vereinigung mit einem anderen Geschlechtstier beginnen.

Wenn nun ein solcher, wie man ihn nennen kann, „überreifer" Präconjugant mit einem normalen sich vereinigt, so ist vom Beginn der Conjugation das Teilungstempo des Mi in beiden Partnern verschieden, was einen Anstoß zu manchen Anomalien geben kann. Analoge Verhältnisse müssen auch wohl wahrscheinlich bei freilebenden Infusorien, wo die Untersuchung der Präconjuganten überhaupt von keinem Forscher gemacht wurde, vorkommen. Manche Hindeutungen darauf scheinen, wie wir früher notiert haben, bei Peritrichen zu existieren, wo der Mi manchmal noch vor der Conjugation sich zu teilen beginnt.

Am häufigsten wird die Anomalie darin ausgeprägt, daß „die Überreife" des einen Präconjuganten zur weiteren Entwicklung beide in ihm sich befindende Mi stimuliert, wogegen normal einer davon zugrunde geht. Es stehen mir vier Beispiele einer derartigen Anomalie bei *Cycloposthium* und zwei bei *O. janus* zur Verfügung. Beide Mi des conjugierenden „überreifen" Präconjuganten bilden Spindeln, welche etwas anders als die normalen gestaltet sind (Taf. 15 Fig. 37). Beide Mi bringen ihre Teilung zu Ende, so daß in einem solchen anormalen Conjuganten 4 Mi entstehen (Taf. 13 Fig. 16). Dabei habe ich an einem Exemplar von *Cycloposthium* gesehen, daß bei den Spindeln, welche zur Bildung dieser Kerne

führen, der achromatische mittlere Teil außerordentlich stark entwickelt erscheint und aus zahlreichen sehr deutlichen Fasern sich zusammensetzt; wie man aus der Abbildung (Taf. 15 Fig. 37) sehen kann, ziehen sich solche Spindeln beinahe durch den ganzen Körper des Tieres hin. Es ist in hohem Grade interessant, daß sämtliche 4 Mi nunmehr das typische Aussehen der Geschlechtskerne annehmen: sie runden sich ab, ihr Inhalt wird blaß und einem körnigen Gerinnsel ähnlich, wogegen im Entoplasma an der Peripherie der Kerne eine Strahlung sich zeigt. Nicht minder interessant ist es, daß nur ein einziger Kern die Bedeutung des männlichen bekommt und in den Nachbarconjuganten migriert, die übrigen drei runden sich aber ab und verbleiben als typische weibliche Kerne im Protoplasma (Taf. 15 Fig. 36). A priori könnte man auch eine andere Möglichkeit sich vorstellen, und zwar, daß die beiden Spindeln je einen männlichen und weiblichen Kern liefern, und wenn das der Fall wäre, so könnte man weiter auch eine fakultative Polyspermie bei solchen *Cycloposthium*-Pärchen erwarten, wobei der normale Conjugant vom abnormen dessen beide Spermien bekommen könnte. Diese Möglichkeit ist auch jetzt nicht ausgeschlossen, obwohl in meinen Fällen der Prozeß anders geht. Das mögliche Vorhandensein der Polyspermie wäre darum von Interesse, daß es eine weitere Analogie mit Verhältnissen, die wir bei Metazoen kennen, bringen würde. Bis jetzt steht es fest, daß in den von mir untersuchten drei Fällen (nur drei der oben erwähnten sechs Beispiele befanden sich auf späten Conjugationsstadien) der Austausch von männlichen Kernen zwischen beiden Conjuganten auf ganz gewöhnliche Weise vor sich geht, so daß jeder Conjugant ein einziges Spermatozoon in den Partner entsendet. Das weitere Schicksal solcher anormaler Individuen nach Exconjugation bleibt unbekannt. Es muß noch eine Tatsache hervorgehoben werden. In den drei erwähnten Pärchen von *Cycloposthium* befindet sich der Ma des anormalen Conjuganten stets auf einem späteren Zerfallstadium, als der des normalen Partner. Er verläßt seinen normalen Platz, wandert ins Entoplasma hinein und zerfällt in den axialen Stützfaden und die peripheren Chromatintropfen, wogegen der Ma des normalen Partner noch seine hackenförmige Gestalt aufweist (Taf. 15 Fig. 36). Es sei dabei bemerkt, daß beide Conjuganten auf demselben Stadium der Spermiumdifferenzierung stehen, so daß der rasche Zerfall des Ma bei dem anormalen Tier nicht etwa von einem weiter fortgeschrittenen Zustand der Pronucleidifferenzierung verursacht werden kann. So bleibt nur die Vermutung übrig, daß die Ausbildung von vier Ge-

schlechtskernen anstatt deren zwei in irgendwelcher Weise den Ma des betreffenden Tieres schneller erschöpft und seinen Untergang beschleunigt.

Obwohl, wie gesagt, ich kein unleugbares Beispiel der Polyspermie bei *Cycloposthium* kennen gelernt habe, befinden sich doch in meinem Material zwei Exconjuganten, deren Bau vielleicht gerade bei der Annahme von Polyspermie gut verständlich sein könnte. Bei den erwähnten Tieren bestand der Kernapparat aus 3 Pronuclei, was man so erklären könnte, daß jedes der Tiere einen Conjugant der früher beschriebenen anormalen Pärchen war. Und zwar konnte es das anormale Glied des Pärchens sein, bei welchem zwei von den vier Mi zu männlichen Nuclei wurden und das Tier verließen, während es den einzigen Spermatozoon des Partners in sein Plasma erhielt: somit hätte das Tier zwei eigene weibliche und einen fremden männlichen Geschlechtskern. Oder könnten solche Exconjuganten auch dem normalen Glied des Pärchens entsprechen, welches aber von seinem anormalen Partner zwei Spermien bekam; dann hätten wir bei solchen Exconjuganten einen eigenen weiblichen und zwei fremde männliche Kerne. Solche Befunde zeigen uns, daß die von mir aufgeworfene Frage über fakultative Polyspermie nicht ohne weiteres angenommen, aber zu ihrer Lösung weiterer Untersuchungen an noch reicherem Material bedarf.

2. Abnormitäten in dem Geschlechtskerneaustausch zwischen Individuum eines Paares sind am besten durch ein Pärchen von *O. janus* illustriert (Taf. 13 Fig. 17). Der Microconjugant dieses Paares ist gänzlich frei von Geschlechtskernen, indem er nur den alten Ma enthält. Der Macroconjugant dagegen weist vier Pronuclei auf, deren Lage dafür spricht, daß zwei davon seine eigenen sind, zwei andere aber von dem Partner stammen. Allem Anschein nach haben hier die beiden Pronuclei des Microconjuganten in den Macroconjuganten migriert, während der männliche Kern des letzteren nicht mehr von dem weiblichen Kern des Partners zum Migrieren in den letzteren stimuliert im Macroconjuganten geblieben ist. In solcher Weise ist ein Macroconjugant mit doppeltem Kernassortiment entstanden.

Anomalien solcher Art scheinen bei *O. janus* nicht besonders selten vorzukommen, weil ich außer dem eben erwähnten Pärchen noch zwei Exconjuganten, die in dieser Hinsicht anormal waren, gefunden habe. Einer davon, und zwar ein Microexconjugant, war vollkommen der Geschlechtskerne beraubt. Der andere, ein Macroexconjugant, befand sich im Prozesse der Kernrekonstruktion, wobei er anstatt eines

kugeligen Ma und eines Mi, je zwei Mi und Ma besaß. Der kernlose Microexconjugant ist als ein Tier, welches während der Conjugation seine beiden Pronuclei dem Partner abgegeben hat, zu deuten. Was den Macroconjuganten anbelangt, so scheint es mir plausibel, seinen Bau so zu erklären, daß er ein Tier darstellt, welches von dem Partner dessen beide Kerne (d. h. weiblichen sowohl wie männlichen) erhalten hat. Dabei copulierten die vier Pronuclei paarweise, was zur Bildung von zwei Syncarya und später von zwei Kernassortimenten führte. Ich muß gestehen, daß dieses Individuum auch als ein Fall von Gonomerie betrachtet werden könnte, aber die von mir soeben gegebene Deutung scheint um so wahrscheinlicher zu sein, als ich bei *O. janus* niemals Gonomerie beobachten konnte.

3. Zu der letzten Kategorie von Anomalien, d. h. derjenigen, welche die Kerncopulation bei Exconjuganten betrifft, sind die von mir bereits in einem anderen Paragraphen eingehend beschriebenen Fälle von Gonomerie bei *Cycloposthium* zuzureihen.

Weitere beobachtete Anomalien. Außer den erwähnten drei Kategorien monströser Exemplare, deren Entstehung von uns mehr oder weniger befriedigend erklärt werden kann, gibt es noch andere Fälle über deren Herkunft ich weniger im klaren bin.

4. Ich habe drei Pärchen von *Cycloposthium* beobachtet, welche gänzlich der Micronuclei entbehrten, was augenscheinlich durch die Degeneration des Mi oder seiner Derivate zu erklären ist. Bei den Conjuganten eines Pärchens befanden sich die Ma auf ersten Stadien des Zerfalls, indem sie noch eine einheitliche Masse darstellten, aber bereits ihren normalen Platz verlassen hatten. Bei den Conjuganten beider anderer Pärchen war der Ma vollständig verschwunden, nur kleine stark mit Eisenhämatoxylin gefärbte Tröpfchen waren als dessen Reste im Protoplasma zu sehen. Anstatt der Geschlechtskerne sah man bei sämtlichen sechs Exemplaren nur verschwommene undeutlich gestreifte und nicht scharf konturierte Flecke, über deren Entstehung vom Mi ich sogar nicht im klaren bin. Allem Anschein nach haben wir hier Fälle vor uns, wo alle Derivate des Mi zugrunde gegangen sind. Dessen ungeachtet fahren die Conjuganten fort zu leben (denn bei allen Pärchen waren gar keine Zeichen einer Plasmolyse oder anderer Absterbungserscheinungen bemerkbar) und ihr Ma macht dieselben Prozesse der Resorption, wie in normalen Pärchen durch. Es ist interessant, daß solche Tiere scheinbar die Fähigkeit sich voneinander zu trennen verlieren, denn solche Bilder des vollkommenen Macronucleuszerfalls, welche zwei von den er-

wähnten Pärchen boten, findet man gewöhnlich nur im Exconjugationszustand. Ohne jeden Zweifel gehen solche Conjuganten später zugrunde.

5. und 6. Es kommen bei *Cycloposthium* und *O. janus* manchmal im übrigen normale Individuen vor, welche aber entweder des Ma oder des Mi vollständig entbehren. Augenscheinlich sind sie während einer gewissen Zeit lebensfähig, aber woher sie stammen und was ihr späteres Schicksal ist, darüber kann ich nichts sagen. Den Mi habe ich bei solchen Tieren an seinem normalen Platz gefunden. Bei Mi-losen Exemplaren hatte der Ma die Gestalt einer Plazenta. Die Größe der Tiere stand nur sehr wenig der der ausgewachsenen neutralen Tiere nach.

§ 45. Über Rassen bei parasitischen Infusorien.

Die Frage nach dem Vorhandensein von Rassen bei Infusorien kann als kaum berührt angesehen werden. Jennings war der einzige Forscher, welcher der Aufklärung dieser Frage mehrere spezielle Untersuchungen gewidmet hat; von anderen Autoren wird das Rassenproblem bei Infusorien nur flüchtig erwähnt.

Jennings und sein Schüler Hargitt arbeiteten an *Paramaecium caudatum* und *P. aurelia.* Dabei ergab es sich erstens, daß beide diese Spezies nicht nur durch die Zahl der Mi, sondern auch durch etwas verschiedene Form des hinteren Körperendes sich unterscheiden. Im Bereich jeder Spezies gibt es mehrere „Rassen“ (wir werden diese Benennung hier keiner kritischen Analyse unterwerfen, obwohl sie deren bedarf), welche aber, was morphologische Merkmale betrifft, nur durch ihre durchschnittliche Größe unterschieden werden können. Dagegen gibt es eine ganze Reihe physiologischer Unterschiede zwischen den „Rassen“, welche im verschiedenen Teilungstempo, verschiedener Neigung zur Conjugation, verschiedener Sterblichkeit unter gleichen Bedingungen sich äußern. Ein völliger Mangel an morphologischen Unterscheidungsmerkmalen bei vorhandener physiologischer Differenzierung der Rassen kann, wie ich glaube, nur ein scheinbarer sein und soll davon abhängen, daß bei den genannten Infusorien überhaupt keine scharfen morphologischen Kennzeichen (wie Dornen, Borsten, Anhänge usw.) da sind, welche unter dem Mikroskop leicht beobachtet werden könnten, zwecks Aufstellung von meristischen oder etwaigen anderen Variationen.

Parasitische Infusorien aus dem Darm der Huftiere stellen in dieser Hinsicht ein viel günstigeres Objekt dar. Darüber können

wir schon nach der Arbeit von R. Sharp (1914) und besonders nach meinen eigenen Untersuchungen urteilen.

R. Sharp hat *Diplodinium ecaudatum* studiert, welche Art in sechs verschiedenen „Formen" (Ausdruck Sharp's), die sich nur durch die Zahl der Schwanzstacheln voneinander unterscheiden, vorkommt. *D. ecaudatum* forma *ecaudatum* ist vollkommen stachellos, die übrigen 5 Formen besitzen 1—5 Stacheln am hinteren Körperende. In allen anderen Hinsichten (Wimperapparat, Skelett, Größe) sind diese Formen identisch, so daß Sharp vollkommen recht hat, wenn er sie zu einer und derselben Spezies zählt. Awerinzew und Mutafowa (1914), welche einige Formen dieser Spezies unter dem Gattungsnamen *Ophryoscolex* beschrieben haben, hielten sie für verschiedene Arten (*O. labiatus* — ohne Stacheln, *O. intermixtus* — mit einem Stachel, *O. fasciculus* — mit deren fünf). Ich selbst hatte Gelegenheit sämtliche dieser Formen zu studieren, wobei ich gerne Sharp beipflichte, wenn er sie als Vertreter einer einzigen Art beschreibt. Mir scheint, daß wir hier wirklich mit verschiedenen Rassen zu tun haben, wobei eine einzige Spezies bei Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae manchmal sehr zahlreiche Rassen aufweisen kann. Diese Meinung wird auch durch die Angaben von Awerinzew und Mutafowa unterstützt, welche bei ihrer 5-stacheligen Spezies *O. fasciculus* (= *D. ecaudatum* f. *cattanei* nach Sharp) zwei Varietäten, eine mit langen geraden und andere mit kurzen, gebogenen Stacheln, finden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch bei den übrigen bewaffneten Rassen von *D. ecaudatum* dieselben zwei Stachelvariationen vorkommen, so daß die Art *D. ecaudatum* mindestens elf Rassen haben muß: 1 unbewaffnete und 10 bewaffnete (1—5 Stacheln), und zwar entweder mit kurzen oder mit langen Stacheln. In der Wirklichkeit aber ist der Rassenbestand von *D. ecaudatum* wahrscheinlich noch reicher gestaltet.

Indem ich über Rassen und Rassenbildung bei Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae in kurzer Zeit eine spezielle Arbeit zu veröffentlichen gedenke, halte ich es für angebracht über einige der bereits gewonnenen Resultate hier zu berichten, insbesondere weil sie in gewissem Maße mit der Frage über Conjugation der Ophryoscolecidae verknüpft sind.

Bald nach Beginn der Untersuchungen an meinem reichen Antilopen-, Rind- und Pferdematerial habe ich bemerkt, daß in einem und denselben Wirt sehr oft zwei bis drei so nahe verwandte Formen von Infusorien zusammen gefunden werden, daß ihre Einteilung in verschiedene Spezies als unmöglich erscheint. Bei weiterem Studium

der Populationen, welche angeblich zu einer Spezies gehörten, konnte ich sogar manchmal bis 5 Individuensorten aufstellen, die durch eine Reihe kleiner aber konstanter Merkmale differierten, jedoch im ganzen einen gemeinsamen Habitus hatten. Endlich gibt es solche Populationen, in denen die aufgestellten Kategorien, obwohl im ganzen einander sehr ähnlich, durch solch weitgehende Unterschiede gekennzeichnet sind, daß man geneigt wird, sie zu verschiedenen Spezies zuzählen. Meiner Meinung nach befinden sich sehr viele Formen der Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae im Prozeß einer regen Rassenausbildung, welche weiter zur Entstehung selbständiger Arten führt. Bei verschiedenen Spezies sind verschiedene Phasen dieses Prozesses verwirklicht, so daß in einigen Arten deren Zusammensetzung aus mehreren Rassen nur durch variations-statistische Analyse festzustellen ist, während in den anderen die Rassen beinahe volle spezifische Selbständigkeit erreichen. Manchmal sieht man in einer Art zwei verschiedene Veränderungsrichtungen, wodurch zwei Gruppen von Rassen gebildet werden.

Nehmen wir jetzt z. B. jenen Formenkomplex, den ich unter dem Namen *D. gracile* vereinige und welcher in zwei Exemplaren von *Bubalis* und in einer *Madoqua* gefunden war. Hier werden wir aber nur jene Population von *D. gracile* beachten, welche in einem der *Bubalis*-Exemplaren sich befand und am Ende einer Conjugationsepidemie zu sein schien. Alle Vertreter der Population haben einen gemeinsamen Habitus. *D. gracile* hat einen in die Länge gezogenen, schwach seitlich komprimierten Körper, welcher auf der ventralen Seite flach, auf der dorsalen etwas gewölbt erscheint (Textfig. E_1, G_1, J_1, L_1). Der vordere Körperpol ist von einem Zapfenfortsatz eingenommen, dessen Basis dorsal und links von der dorsalen Membranellenzone umsäumt ist. Ventral vom Zapfenfortsatz befindet sich der Mund mit seiner adoralen Membranellenzone. Das Tier besitzt eine einzige ziemlich dünne Skelettplatte, welche die rechte Seite und teilweise die Bauchseite des Körpers umfaßt.

Der erste Unterschied, welcher sogleich in die Augen fällt und die Populationsglieder in zwei Kategorien teilt, ist der Schwanzstachel. Ein Teil der Tiere (59 Proz. der ganzen Population) besitzt einen ziemlich langen Stachel, wogegen ein anderer Teil (41 Proz.) aus unbewaffneten Exemplaren besteht. Wenn wir jetzt die bewaffneten Tiere näher ins Auge fassen, so können wir wieder deren zwei Sorten unterscheiden. Die eine Sorte (Rasse *A*, Textfig. E_1) ist von viel kleineren Dimensionen, als die andere, wobei dieses Ab-

nehmen der Körpergröße stärker die Länge als den dorso-ventralen Durchmesser des Tieres betrifft, was die Körperform mehr gedrungen und weniger elegant macht. Außerdem ist der Schwanzstachel der Rasse *A* bogenartig dorsal gekrümmt und dem Körper mehr oder weniger dicht angeschmiegt. Endlich hat der Ma der Rasse *A* eine sehr einfache keulenförmige Gestalt, wogegen bei der anderen Sorte der bewaffneten *D. gracile* er verhältnismäßig länger erscheint und in seinem vorderen Drittel mit einer deutlichen dorsalen Auskerbung versehen ist (Textfig. G_1). Diese zweite Sorte der bewaffneten *D. gracile* (Rasse *B*, Textfig. G_1) ist außer der Macronucleusform durch

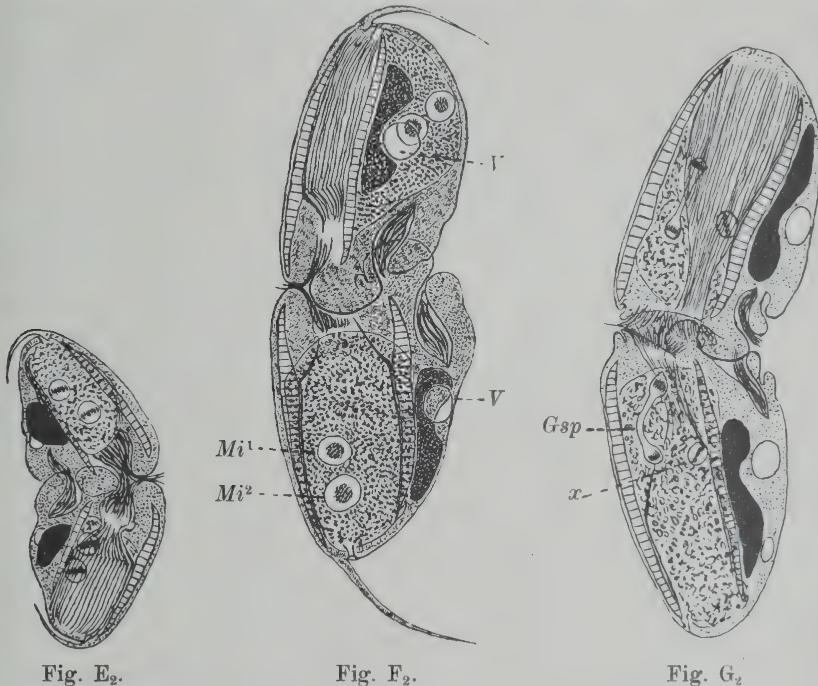


Fig. E_2. *Diplodinium gracile.* Conjugation der Rasse A. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.
Fig. F_2. *Diplodinium gracile.* Conjugation der Rasse B. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.
Fig. G_2. *Diplodinium gracile.* Conjugation der Rasse C. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

ihre bedeutendere Größe und durch die Form des Schwanzstachels gekennzeichnet. Der Stachel ist hier gerade und bleibt schräg nach hinten ausgestreckt, ohne sich an den Körper zu legen. A priori könnte man denken, daß die Rasse *B* ausgewachsene Tiere, während

die Rasse *A* soeben durch Teilung entstandene junge Exemplare einer und derselben Rasse darstellen. Mein Material liefert aber zahlreiche Teilungsbilder beider Rassen (Textfig. E, F, G, H), was die soeben geäußerte Vermutung unhaltbar macht. Die Rasse *A* enthält etwa 35 Proz., die Rasse *B* — 24 Proz. der ganzen Population.

Unter den unbewaffneten *D. gracile* können zwei andere Rassen, *C* und *D*, unterschieden werden, wobei die Rasse *C* aus etwas kleineren Tieren besteht und nur 6 Proz. der ganzen Population umfaßt, die größere Rasse *D* aber 35 Proz. der Population enthält. Die Tiere der Rasse *C* sind verhältnismäßig schmäler (in dorsoventraler Richtung), als Individuen der Rasse *D*, auch hat ihr Ma eine etwas andere Gestalt (Textfig. J_1). Bei beiden Rassen ist der Ma stark in die Länge gezogen und mit zwei Auskerbungen versehen. Die vordere Auskerbung dient zur Aufnahme des Mi und der vorderen kontraktilen Vakuole, wogegen die hintere der zweiten Vakuole entspricht. Nun ist bei der Rasse *C* die vordere Auskerbung lang, aber sehr flach und mit steilen Rändern (Textfig. J_1); bei der Rasse *D* ist sie tiefer, aber kürzer, indem sie die Form eines regelmäßigen Halbkreises hat (Textfig. L_1). Auch hier ist die Selbständigkeit beider Rassen durch das Vorhandensein der den beiden Rassen entsprechenden Teilungsbilder weiter unterstützt (Textfig. J, K).

Aus allem oben Gesagten folgt, daß die untersuchte Population von *D. gracile* aus 4 verschiedenen Rassen besteht. Meiner Bitte gemäß hat Prof. J. Philiptschenko liebenswürdigerweise die von mir gemachte Messungen (je 50 Tiere für jede Rasse) variationstatistisch bearbeitet. Die Resultate sind hier untergebracht.

Rasse *A*. Länge in μ	47	50	53	56	59	62	65	68	71
Zahl der Individuen	1	4	1	4	17	9	7	1	2 = 50 Stück

Variationsbreite 47—71 μ M = 59,24 ± 0,744 σ = 5,259 C = 8,88 Proz.

Rasse *B*. Länge in μ	70	75	80	85	90	95	100	105	110
Zahl der Individuen	1	1	5	1	3	10	16	8	5 = 50 Stück

Variationsbreite 70—116 μ M = 96,80 ± 1,34 σ = 9,475 C = 9,78 Proz.

Rasse *C*. Länge in μ	59	62	65	68	71	74	77
Zahl der Individuen	7	9	6	8	18	1	1 = 50 Stück

Variationsbreite 59—76 μ M = 66,68 ± 0,674 σ = 4,767 C = 7,15 Proz.

Rasse *D*. Länge in μ	95	100	105	110	115	120	125	130	135
Zahl der Individuen	2	8	8	12	5	8	1	5	1

Variationsbreite 93—131 μ M = 111,90 ± 1,42 σ = 10,045 C = 8,98 Proz.

Aus den angegebenen Zahlen sieht man, daß die 4 gemessenen Individuengruppen wirklich 4 verschiedenen Rassen entsprechen sollen. In der Richtung von A → C → B → D greifen die Rassen in

der Hinsicht der Körperlänge übereinander, dasselbe kann man auch von beiden bewaffneten Rassen *A* und *B* sagen, wogegen zwischen beiden unbewaffneten Rassen *C* (59—76 μ) und *D* (93—131 μ) eine Lücke ist.

Es ist von Interesse zu sehen, wie sich verschiedene Rassen während der Conjugation verhalten. Wichtig ist diese Frage schon darum, weil sie uns den Charakter der Beziehungen zwischen den Rassen, die Möglichkeit der Kreuzungen usw. aufklären kann. In dieser Hinsicht haben wir bis jetzt nur sehr dürftige Angaben von Jennings, so daß jede Hinzufügung frischen Tatsachenmaterials willkommen ist. Jennings (1910) notiert, daß in einer Population von *Paramaecium*, welche aus mehreren Rassen zusammengesetzt ist, die Conjugationsepidemien verschiedener Rassen fast niemals zusammen fallen, so daß bei Conjugation die Tiere sozusagen gegen ihren Willen nur mit Tieren derselben Rasse sich zu vereinigen genötigt sind. Nur ein einziges Mal war in einer gemischten Population die Conjugation für 2 verschiedene Rassen simultan eingetreten. Jedenfalls ist es Jennings gelungen in dieser Population nur 5 Pärchen aufzufinden, deren 2 nach der Länge der Partner zu urteilen zu der größeren, die übrigen 3 aber zu der kleineren Rasse gehörten. Auf Grund dieser einzigen Beobachtung spricht Jennings die Vermutung aus, daß die geschlechtliche Auslese (assortative mating) auf die Vereinigung von Tieren aus verschiedenen Rassen bei Conjugation hindernd wirkt.

In dem von mir untersuchten Exemplar von *Bubalis* befanden sich sämtliche 4 Rassen von *D. gracile* in Conjugationsperiode, was erstens daraus zu sehen war, daß ich mehrere Exemplare jeder Rasse in progamer Teilung angetroffen habe. In der Tat finden wir 4 deutlich verschiedene Typen der progam sich teilenden Individuen (Textfig. E, F, J, L), welche den oben beschriebenen Rassen vollkommen entsprechen. Es sei bemerkt, daß diese Tatsache einen weiteren Beweis für die Rassenselbständigkeit der Formen *A*—*D* liefert.

Außerdem habe ich 17 Pärchen von *D. gracile* gefunden. Dabei gehören in allen 17 Fällen beide Tiere zur gleichen Rasse (7 Pärchen der Rasse *A*, 5 Pärchen der Rasse *B* und 5 Pärchen der Rasse *D*), so daß die Vertreter jeder Rasse nur inter se conjugieren, obwohl ihnen freie Auswahl der Partner geboten ist (Textfig. E_2, F_2, G_2). Welche Ursachen diese Erscheinung bestimmen, ist es schwer zu entscheiden, jedenfalls aber nicht etwa die mechanische Unmöglichkeit der Paarung zwischen den Tieren von verschiedener Größe

wie es zum Teil für „assortative mating“ von *Paramaecium* angenommen wird. Dieser Umstand könnte vielleicht die Conjugation zwischen großen und kleinen Rassen verhindern ($A \times B$, $A \times D$, $C \times B$, $C \times D$), nicht aber die Paarung zwischen $B \times D$ einerseits und $A \times C$ andererseits. Außerdem wissen wir doch, daß bei *Cycloposthium*, wo die vorderen und hinteren Präconjuganten manchmal von sehr verschiedener Größe sind, in dieser Hinsicht keine besondere Auslese besteht und die Tiere in beliebiger Kombination conjugieren. Endlich prävaliert bei *O. janus* die heterogame Conjugation über homogame. Wahrscheinlich ist also die geschlechtliche Rassenauslese auf tiefere Gründe, wie z. B. auf die Kernstrukturdifferenzen zurückzuführen.

Manche interessante Tatsachen in dieser Richtung liefern die Exconjuganten von *D. gracile*, welche in meinem Material für sämtliche 4 Rassen reichlich vorhanden waren. Bei den Rassen *A*, *B* und *C* birgt die kugelige Plazenta stets einen einzigen, runden und ziemlich großen Kernkörper. Dabei liegt er bei der Rasse *A* ziemlich dicht der Kernmembran an, bei beiden anderen aber ist der Kernkörper zentral gelegen. Die 4. Rasse *D* weist einen wichtigeren Unterschied auf, indem bei ihren Exconjuganten stets mehrere (3—5) kleine Kernkörperchen da sind. Somit variiert bei verschiedenen Rassen der Charakter der Rekonstruktion des Ma (Textfig. F_1, H_1, K_1, M_1).

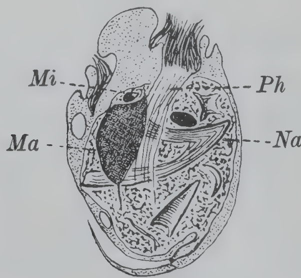


Fig. H_2.

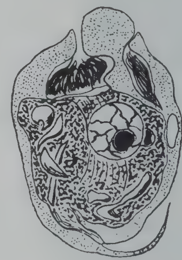


Fig. J_2.

Fig. H_2. *Diplodinium bubalidis.* Neutrales Tier der Rasse A. Adorale Membranellenzone unvollkommen ausgebreitet. Im Entoplasma zahlreiche Nahrungseinschlüsse. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. J_2. *Diplodinium bubalidis.* Exconjugant der Rasse A. Adorale Membranellenzone eingezogen. Plazenta mit großem Kernkörper. *Mi* dicht an die Plazenta angeschmiegt. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Alles in allem besteht die Art *D. gracile* aus 4 deutlich verschiedenen Rassen, deren Unterschiede stärker ausgeprägt sind als bei den Rassen von *D. ecaudatum* (siehe oben).

Noch stärker sind die Unterschiede zwischen den Rassen von *D. bubalidis* aus demselben Exemplar von *Bubalis cokei.* Hier habe ich 5 verschiedene Rassen, darunter 2 bewaffnete und 3 unbewaffnete aufgezählt. Eine der bewaffneten Rassen, die Rasse *A* ist bedeutend kleiner (65—108 μ) als die übrigen; die Länge ihrer Vertreter variiert ziemlich schwach, der Ma ist schwach gebogen und ziemlich kurz, wobei sein vorderes Ende eine Art zugespitzten Vorsprunges bildet, auf dessen oberer konkaven Seite der Mi ruht (Textfig. H_2). Das ganze Entoplasma des Tieres ist, ohne in den Zapfenfortsatz einzudringen, in seinem Rumpf gelagert. Die größere bewaffnete Rasse *B* (Textfig. K_2) besitzt einen stärker in die Länge ausgezogenen Ma, welcher in seinem vorderen Viertel unter einem stumpfen Winkel ventralwärts gebogen erscheint. Der Mi liegt dorsal und nach vorne vom Ma, gerade an seiner Biegungsstelle. Die übrigen Unterschiede der Rasse *B* betreffen die Gestalt seines Entoplasmasacks. Erstens schickt er stets ein Divertikel in den Zapfenfortsatz hinein, wobei dieser Divertikel bei den dicht mit Nahrung gefüllten Exemplaren bis zur vorderen Wand des Zapfenfortsatzes reicht. Außerdem gibt der Entoplasmasack auch nach hinten eine blinde Tasche, welche bei der Rasse *A* fehlt. Endlich bildet die Cuticula auf der rechten Seite des hinteren Körperdrittels bei der Rasse *B* eine tiefe Längsfurche, welche bis zur oben erwähnten Entoplasmasacktasche in die Tiefe reicht. Diese Falte wird bei den mit Nahrung vollgepfropften Individuen ausgeglichen, wobei das Körpervolum beträchtlich zunimmt. Mit diesen Veränderungen im Bau des Entoplasmasacks scheint auch der Charakter der Nahrung im Zusammenhang zu stehen. Die Tiere der Rasse *B* verschlucken oft ungewöhnlich lange Zellulosefasern, welche mit ihren Enden die entgegengesetzte

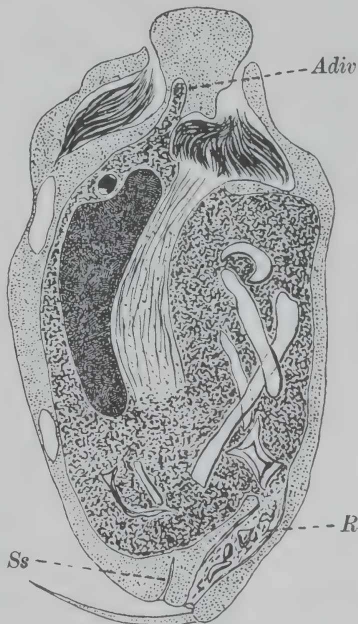


Fig. K_2. *Diplodinium bubalidis.* Neutrales Tier der Rasse B. Entoplasma reicht bis in den Zapfenfortsatz ein (*Adiv*). Am hinteren Körperende eine tiefe Längsfurche (*Ss*) in der Cuticula.
Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Pole des Infusors vorwölben, so daß der Körper dadurch stark deformiert wird. Bei den Tieren der Rasse *A* besteht dagegen die Nahrung nur aus verhältnismäßig kleinen Grassplittern, welche nie den Körper bis zu seiner Deformierung überfüllen. Der Schwanzstachel hat bei beiden Rassen eine ähnliche sichelförmige Gestalt.

Als Unterscheidungsmerkmal der 3 unbewaffneten Rassen kann erstens die Gestalt und die Länge des Ma dienen. Die kleinste Rasse *C* (Textfig. L_2) ist durch glatte, abgerundete Körperumrisse und durch das Fehlen des vorderen Entoplasmadivertikels und der hinteren blinden Entoplasmatasche ausgezeichnet. Der Ma dieser Rasse ist etwa von derselben Breite auf seinem ganzen Verlauf und ist etwas schräg gelagert, indem er mit seinem vorderen Ende ventralwärts geneigt erscheint. Der Mi liegt dorsal vom Ma, wobei er, im Gegensatz zu den bewaffneten Rassen an dem Niveau

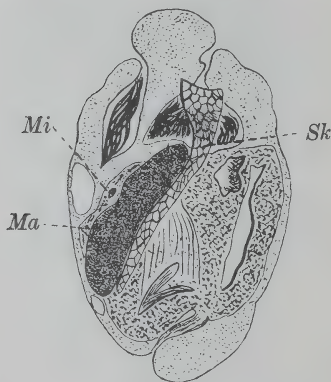


Fig. L_2.

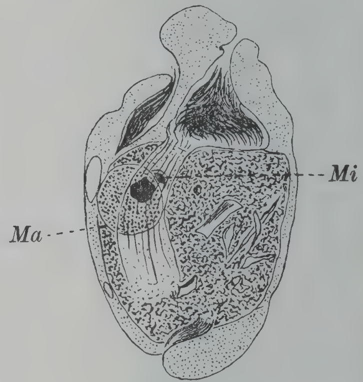


Fig. M_2.

Fig. L_2. *Diplodinium bubalidis.* Neutrales Tier der Rasse C. Adorale Membranellenzone tief eingezogen. Rechts vom Schlunde eine bandförmige Skelettplatte (*Sk*). Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. M_2. *Diplodinium bubalidis.* Exconjugant der Rasse C. *Mi* dicht an die kugelige Plazenta angeschmiegt. Skelettplatte nicht eingezeichnet. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

der Macronucleusmitte sich befindet. Die Nahrung dieser Rasse (ähnlich der Rasse *A*) besteht nur aus kleineren Zellulosepartikeln. Die folgende Rasse *D* (Textfig. N_2) ist sehr der Rasse *C* ähnlich, indem sie von der letzten durch ihre bedeutendere Länge und nicht so glatte sondern eckige Körperumrisse unterscheidet. Der Ma hat dieselbe Gestalt wie bei der Rasse *C*, aber hier sind das vordere Divertikel und die hintere blinde Tasche des Entoplasmasacks, sowie die bei der Rasse *B* erwähnte tiefe Längsfurche der Cuticula

vorhanden. Hand in Hand mit diesen Merkmalen taucht das Vermögen lange Zellulosefasern zu verschlucken auf.

Die dritte unbewaffnete Rasse *E* erinnert sehr an die Rasse *D*, ist aber durch ihre riesige Dimensionen gekennzeichnet (256—500 μ). Sogar die kleinsten Exemplare dieser Rasse (256 μ) sind von den

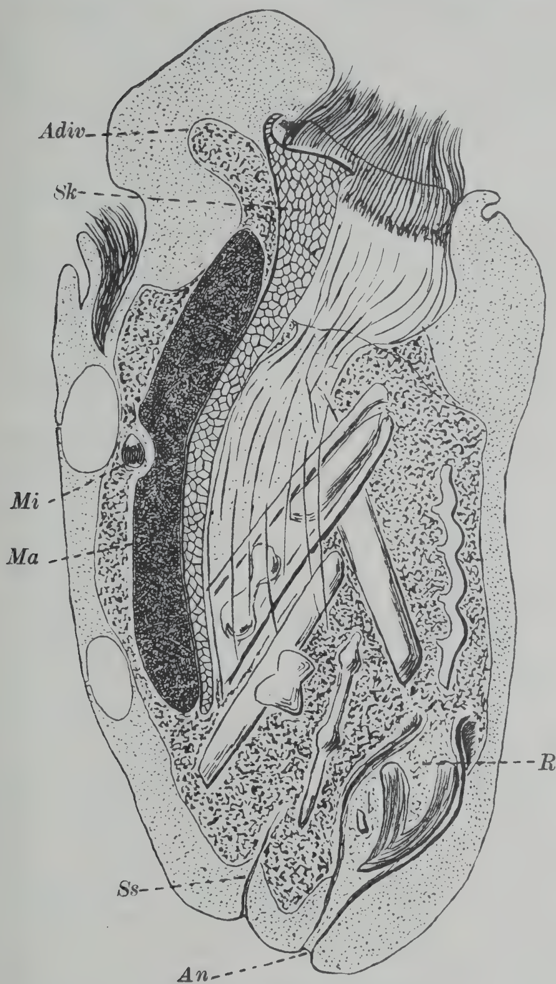


Fig. N_2.



Fig. O_2.

Fig. N_2. *Diplodinium bubalidis.* Neutrales Tier der Rasse D. Das Tier ist mit der vorderen Entoplasmaausbuchtung (*Adiv*) und der Längsfurche der Cuticula (*Ss*) versehen. An der rechten Körperseite eine bandförmige Skelettplatte (*Sk*). Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. O_2. *Diplodinium bubalidis.* Der Kernapparat der Rasse E. Neben dem langen bandförmigen *Ma* der kugelige *Mi*. Comp. Oc. 4, Obj. 4 mm.

größten Tieren der Rasse *D* (221 μ) durch eine Lücke von 35 μ getrennt. Außerdem ist der Ma der Rasse *E* (Textfig. O_2) außerordentlich in die Länge gezogen, bandförmig und in seinem vorderen Drittel in eigentümlicher Weise ventralwärts geknickt.

Außer allen erwähnten Unterschieden gibt es noch ein wichtiges Merkmal, welches die bewaffneten Rassen von den unbewaffneten trennt. Die bewaffneten (*A*, *B*) entbehren des Endoskeletts vollkommen, wogegen bei allen unbewaffneten (*C*, *D*, *E*) rechts vom Schlunde ein dünnes Zelluloseband liegt, welches nach hinten sich allmählich verjüngt.

Drei von den beschriebenen Rassen befanden sich am Ende einer Conjugationsepidemie, was aus der großen Zahl der Exconjuganten und dem Fehlen der Präconjuganten zu erschließen war (Textfig. J_2, M_2). Diese Rassen gaben mir 24 Pärchen, welche sämtlich aus Individuen derselben Rasse bestanden (5 Pärchen der Rasse *A*, 5 Pärchen der Rasse *B* und 14 Pärchen der Rasse *C*). Somit wird die Rassenauslese (Textfig. N, O, P) bei der Conjugation von *D. bubalidis* stets streng durchgeführt.

Variationsstatistische Analyse der Rassen, nach je 50 Exemplaren, ergab folgende Resultate:

Rasse *A*. Länge in μ	67	72	77	82	87	92	97	102	107	$\lambda = 5$
Zahl der Individuen	5	19	10	12	1	—	2	—	1	

Variationsbreite 65—108 μ M = 76,9 ± 1,19 $\sigma = 7{,}84$ C = 10,02 Proz.

Rasse *B*. Länge in μ	104,5	114,5	124,5	134,5	144,5	154,5	164,5	174,5	184,5	194,5	$\lambda =$
Zahl der Individuen	5	4	11	3	10	8	2	5	—	2	

Variationsbreite 104—195 μ M = 140,1 ± 3,25 $\sigma = 22{,}99$ C = 16,4 Proz.

Rasse *C*. Länge in μ	82	87	92	97	102	107	112	117	122	$\lambda = 5$
Zahl der Individuen	1	6	12	8	8	6	5	2	2	

Variationsbreite 81—124 μ M = 99,6 ± 1,38 $\sigma = 9{,}76$ C = 9,8 Proz.

Rasse *D*. Länge in μ	124,5	134,5	144,5	154,5	164,5	174,5	184,5	194,5	204,5	214,5	224,5	$\lambda =$
Zahl der Individuen	4	1	1	6	9	6	7	10	4	1	1	

Variationsbreite 124—229 μ M = 170,5 ± 3,33 $\sigma = 23{,}75$ C = 13,8 Proz.

Rasse *E*. Länge in μ	264,5	294,5	324,5	354,5	384,5	414,5	444,5	474,5	504,5	$\lambda =$
Zahl der Individuen	2	19	13	6	6	3	—	—	1	

Variationsbreite 256—500 μ M = 330,5 ± 6,51 $\sigma = 46{,}08$ C = 14 Proz.

Indem wir alles über *D. bubalidis* Gesagte zusammenfassen, sehen wir, daß diese Spezies aus einer Reihe selbständiger Formen besteht. Manche davon scheinen so wesentlich voneinander durch mehrere Merkmale getrennt zu sein, daß man verführt wird, sie als Einheiten höherer Ordnung als eine Rasse, d. h. als verschiedene Arten zu deuten. Mir scheint es wäre aber unrichtig. Einerseits

dokumentiert sie ein gleicher allgemeiner Habitus als eine einzige Art. Andererseits besitzen verschiedene Rassen dieser Art ein System von „übergreifenden" Merkmalen, welches sie in ein einheitliches Ganzes verlötet. So wäre es am leichtesten die Art *D. bubalidis* in 2 Arten, nach dem Vorhandensein oder Fehlen des Schwanzstachels und des Endoskeletts zu trennen. Diese Arten wären dann je aus einigen Rassen (*A* und *B* für die bewaffnete, *C*, *D* und *E* für die unbewaffnete Art) zusammengesetzt. Jedoch sieht man dabei sogleich, daß manche Rassen der einen Art in mehreren Merkmalen näher bei den Rassen der anderen Art, als bei den übrigen Rassen derselben Art, stehen. So ist z. B. die Rasse *A* von der anderen Rasse derselben Art (Rasse *B*) durch das Fehlen der Entoplasmasackausstülpungen und der cuticulären Längsfurche getrennt. Gerade aber in diesen 3 Merkmalen fällt die Rasse *A* mit der Rasse *C* der unbewaffneten Serie zusammen. Dieselbe Übereinstimmung in vielen Merkmalen finden wir zwischen der bewaffneten Rasse *B* und den unbewaffneten Rassen *D* und *E*.[1])

Darum scheint es mir richtiger für *D. ecaudatum*, *D. gracile* und *D. bubalidis* übereinstimmend die beschriebenen systematischen Kategorien als Rassen zu bezeichnen, unter welchem Namen wir eine Gesamtheit mehrerer reiner Linien verstehen werden, welche morphologisch miteinander übereinstimmen und während der Conjugation eine deutliche geschlechtliche Auswahl aufweisen.

Wie erwähnt haben meine Untersuchungen an einem genügend umfangreichen Material, und zwar an 50 Pärchen gezeigt, daß normalerweise Conjugation nur zwischen Individuen einer gleichen Rasse stattfindet. Es wäre höchst interessant festzustellen in welchem Grade diese Regel obligatorisch erscheint. Doch könnte eine solche Prüfung nur an speziellen Kulturen der Darminfusorien durchgeführt werden. Alles aber, was wir bisher wissen, scheint gegen die wichtige Bedeutung der Hybridization bei der Entstehung neuer Rassen und Merkmale bei Protozoen zu sprechen.

Aus der neueren Protozoenliteratur lassen sich noch folgende Angaben über Rassenbildung bei Infusorien erwähnen. Woodruff (1922) spricht in seiner Notiz über „Racial variations in *Blepharisma undulans*" davon, daß es bei diesem Infusor 2 verschiedene Rassen gibt. Die eine hat frei im Plasma liegende Micronuclei, während

[1]) In der letzten Zeit bin ich doch geneigt die bewaffneten und unbewaffneten Formen von *D. bubalidis* in zwei verschiedene obwohl sehr nahe verwandte Arten einzuteilen.

bei der anderen die letzten unter der Macronucleusmembran verborgen sind.

Möglicherweise hatten auch Chatton et Pérard (1921) mit mehreren Rassen von *Nicollella ctenodactyli* zu tun, obwohl sie dieselben nur als verschiedene Stadien des Lebenscyclus von *Nicollella* auffassen. In der Tat beobachtet man bei *Nicollella* zusammen mit mächtigen Exemplaren (bis 550 μ Länge) auch viele Tiere von 250—350 μ, und dann noch winzigere von 70—110 μ Länge. Die letzte Kategorie scheint auch eine etwas andere Verbreitung zu haben, indem sie etwas weiter analwärts im Darm zu finden ist als die größeren Formen. Die genannten Forscher deuten die riesigen Individuen von *Nicollella* als deren normalen neutralen Zustand, die zwerghaften aber als conjugationsreife Tiere, welche aus den neutralen durch mehrfach wiederholte Teilung hervorgegangen sind, denn nur bei kleinen Exemplaren wurde bis jetzt Conjugation beobachtet. Mir scheint es als wahrscheinlicher, daß hier mehrere Rassen von *Nicollella* vorliegen, wobei in dem von Chatton und Pérard gesammelten Material nur eine der kleinen Rassen in der Conjugationsperiode sich befand. Diese Vermutung wird dadurch verstärkt, daß Chatton und Pérard nebst kleinen conjugierenden Tieren eine Kategorie von noch kleineren Exemplaren aufstellen, die aber nie im Conjugationszustand gefunden wurden. Meiner Deutung nach ist das noch eine weitere *Nicollella*-Rasse. In derselben Weise wie bei *D. bubalidis* bis jetzt nur Rassen *A*, *B* und *C* in Conjugationszustand getroffen wurden, wogegen die Riesenrassen *D* und *E* keine Pärchen lieferten, so war auch bei *Nicollella* nur bei einer der kleinen Rassen Conjugation konstatiert. Leider haben die französischen Forscher keine variationsstatistische Analyse der *Nicollella*-Populationen gegeben, welche manches wertvolle zur Rassenbeurteilung bringen konnte.

§ 46. Über Synchronismus der Conjugationsperioden bei verschiedenen Rassen und Spezies der Infusorien in einem und demselben Wirtstier.

Aus den Arbeiten von Jennings und Hargitt haben wir kennen gelernt, daß in einer gemischten Population von *Paramaecium* die Conjugationsepidemien bei verschiedenen Rassen nur ausnahmsweise (eine einzige Beobachtung) zusammenfallen. Etwas ganz anderes wird bei verschiedenen parasitischen Infusorien aus einem und demselben Darm beobachtet. Allem Anschein nach treten hier die

Wirtstier	Die darin gefundenen Arten und Rassen von Infusorien	Conjugationsstadien, wenn vorhanden, mit einem Kreuz angedeutet	Anmerkungen
1. *Bubalis cokei*	*O. janus*	+	*O. janus.* Starke Conjugationsepidemie; Exconjuganten weniger zahlreich. *D. gracile.* Rassen *A*, *B* und *D* — Ende der Conjugationsepidemie, zahlreiche Exconjuganten. Rasse *C* — mehrere progame Teilungen und Exconjuganten. *D. bubalidis.* Rassen *A*, *B*, *C* — seltene Conjugationsstadien, aber zahlreiche Exconjuganten. Rassen *D*, *E* — sehr seltene Exconjuganten.
	D. gracile Rasse *A*	+	
	B	+	
	C	+	
	D	+	
	D. bubalidis Rasse *A*	+	
	B	+	
	C	+	
	D		
	E		
	Gen. sp. von *Holotricha*	+	Sehr zahlreiche Exconjuganten.
2. *Madoqua*	*O. janus*	+	Schwache Conjugation.
	D. bubalidis Rasse *A*	+	Rassen *A*, *B*, *C* — schwache Conjugation, zahlreiche Exconjuganten.
	B		
	C		
	D		
	D. gracile Rasse *A*		
	B		
	D		
3. *Steinbock*	*D. costatum*	+	Schwache Conjugation.
	D. ecaudatum	+	Starke Conjugation und zahlreiche Exconjuganten.
	D. triloricatum	+	Starke Conjugation und zahlreiche Exconjuganten.
	Entodinium sp.	+	Ein Pärchen von Conjuganten gefunden.
4. *Pferd*	*C. bipalmatum*	+	Starke Conjugation, zahlreiche Exconjuganten.
	Didesmis quadrata	+	Viele Exconjuganten.
	Bütschlia	+	Viele Exconjuganten.
5. *Pferd*	*C. bipalmatum*	+	Schwache Conjuganten.
	Didesmis quadrata		
	Bütschlia	+	Viele Exconjuganten.
6. *Rind*	*D. ecaudatum*		
	D. bursa		
	Isotricha ruminantium	+	Schwache Conjugation, ziemlich viele Exconjuganten.

Conjugationsperioden nicht nur bei mehreren Rassen derselben Art, sondern auch bei verschiedenen zusammenlebenden Arten mehr oder weniger simultan auf. Dafür spricht folgende Zusammensetzung meiner Angaben über die geschlechtlichen Verhältnisse verschiedener in einem Exemplare des Wirtstieres gefundenen Arten und Rassen von Infusorien. Es sind nur solche Wirtstiere angeführt, in welchen überhaupt Conjugationsstadien vorhanden waren.

Aus der gegebenen Tabelle sieht man, daß, wenn in einem Antilopen- oder Pferdedarm überhaupt Conjugationsstadien auftreten, dann werden sie bei der Mehrzahl der diesen Darm bewohnenden Infusorienarten (und Rassen) gefunden. Der Unterschied zwischen verschiedenen Arten ist nur darin ausgeprägt, daß bei manchen Arten die Conjugation eben beginnt, wenn sie bei den anderen bereits zu Ende kommt. Bei den Infusorien aus dem Rinde scheinen die Conjugationsperioden bei Ophryoscoleciden einerseits, bei den Holotricha andererseits nicht genau zusammenzufallen, denn ich habe mehrere Male (außer dem in der Tabelle angegebenen Fall) bei den Vertretern der Gattung *Isotricha* zahlreiche Exconjuganten beobachtet, ohne dabei bei den mit ihnen zusammen gefundenen Ophryoscoleciden etwaige Spuren der Conjugation zu entdecken.

Der von uns festgestellte Synchronismus der Conjugation bei verschiedenen in einem und demselben Darm lebenden Infusorien spricht für die große Bedeutung der äußeren Einflüsse auf den Eintritt der geschlechtlichen Prozesse. Wahrscheinlich werden die Lebensbedingungen im Huftierendarm von Zeit zu Zeit so stark und rasch verändert, daß alle sich darin befindenden Infusorienformen zwecks Artserhaltung zu conjugieren genötigt sind.

Allgemeiner Teil.

Im allgemeinen Teil meiner Arbeit beabsichtige ich erstens den Vergleich zwischen verschiedenen Conjugationsstadien der Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae mit den Geschlechtsprozessen bei anderen Ciliata durchzuführen, wobei besonders eingehend die Kernrekonstruktionserscheinungen bei verschiedenen Infusorien behandelt werden. Weiter gehe ich zur Frage der geschlechtlichen Differenzierung der Infusorien über, um endlich meine Auffassung des Lebenscyclus der Infusorien zu erörtern.

Die Conjugation der Ophryoscolecidae bietet eine ganze Reihe von Eigentümlichkeiten dar, die einer eingehenden Besprechung bedürfen. Manche von solchen Besonderheiten sind nur für diese Gruppe von parasitischen Ciliata eigen. Andere dagegen scheinen mir viel weiter unter den Infusorien verbreitet zu sein, kommen aber bei Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden zur schärfsten Ausprägung.

§ 47. Die Bildung von besonderen „Präconjuganten“ als conditio sine qua non der Conjugation bei sämtlichen Ciliata.

Im speziellen Teil wurde es von mir in ausreichender Weise bewiesen, daß bei allen Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden der Conjugation die Bildung von besonderen Geschlechtstieren, oder Präconjuganten, vorangeht, welche nicht nur physiologisch, sondern auch morphologisch von neutralen Tieren unterscheidbar sind. Am stärksten lassen sich die Präconjuganten von den Neutralen bei *O. janus* unterscheiden, weniger scharf ist ein solcher Unterschied bei *Cycloposthium* ausgeprägt, noch weniger bei *D. gracile* und anderen von mir untersuchten Arten der Gattung *Diplodinium*.

Solch eine stufenweise Verwischung der morphologischen Differenz zwischen Präconjuganten und Neutralen, sowie manche bereits im § 18 für freilebende Ciliata angeführte Beispiele geben mir das Recht zu behaupten, daß bei sämtlichen Ciliata ein auch im morphologischen Sinne ganz abgesondertes Stadium der Geschlechtstiere oder Präconjuganten existieren muß, obwohl morphologische Unterschiede solcher Individuen von neutralen Tieren auch sehr gering sein können. Die Bildung solcher Präconjuganten ist eine conditio sine qua non für den Eintritt der Conjugationsepidemie. Veränderungen des Mediums usw., welche oft bei den Infusorien Geschlechtsprozesse hervorrufen, bewirken eigentlich die Veränderung des Teilungsmodus der Tiere, welche anstatt sich in gewöhnlicher Weise zu teilen jetzt zu progamen Teilungen schreiten. Es erfolgt die Bildung von Präconjuganten, und als deren Endresultat der Eintritt einer Conjugationsepidemie. Die geschlechtlichen Individuen sind meiner Meinung nach in der Weise physiologisch scharf differenziert, daß sie im Lebenscyclus der Ciliata eine ganz besondere Generation bilden (siehe darüber weiter den § 60). Besondere Eigenschaften der Präconjuganten treten mit größter Schärfe bei jenen Geschlechtsindividuen von *O. janus* und *Cycloposthium* hervor, welche von mir als „überreif“ benannt wurden. Sie zeigen uns, daß ein Präconjugant, auch wenn er für sich keinen Partner auffindet, doch

die für den Conjugationszustand charakteristischen Veränderungen des Mi erleidet, indem der letzte sich in 2 Tochterkerne teilt. Daraus erhellt aber eine sehr wichtige Tatsache, und zwar die, daß ein partnerloser Präconjugant durch einfaches Wachsen und Regeneration von fehlenden Organoiden nicht imstande ist zu einem neutralen Tier zu werden und in dieser Weise sein Leben fortzusetzen. Der einzige Weg der Präconjuganten zum weiteren Fortleben besteht in der Conjugation, während welcher auf seine Kosten eine neue, neutrale Generation des Infusors entsteht. Die gewonnenen Tatsachen führen uns jetzt zur Beurteilung der Parthenogenese von *Paramaecium.* Die Anwesenheit ziemlich zahlreicher „überreifer" Präconjuganten bei *O. janus* und *Cycloposthium* (2—5 Proz.) sowie der manchmal zu beobachtende und für die Parthenogenese charakteristische Zerfall von deren Macronucleus (§ 21), scheinen klar genug dafür zu sprechen, daß die berühmte conjugationsunfähige *Paramaecium*-Kultur von Woodruff eigentlich jede 3 Monate einen vergeblichen Versuch zur Conjugation macht, indem sie zahlreiche Präconjuganten bildet. Gewisse äußere Einflüsse (vielleicht z. B. ein langes Kultivieren im Laboratorium) haben diese Präconjuganten der Fähigkeit, sich miteinander zu verkleben, beraubt. Darin liegt, wie es mir scheint, ihr Hauptunterschied von gewöhnlichen Präconjuganten. Sie werden dann „überreif", d. h. erleiden die Teilung ihres Mi. Solche „überreife" Präconjuganten besitzen aber bei *Paramaecium* die Fähigkeit auf parthenogenetischem Wege ihren Kernapparat usw. zu rekonstruieren. Jedes parthenogenetische Individuum von *Paramaecium* stellt somit einen partnerlosen Präconjuganten dar. Darum kann es uns nicht wundern, daß nach mehreren Tausenden von Generationen bei der Woodruff'schen Linie von *Paramaecium* plötzlich eine Conjugationsepidemie aufgetaucht war. Die Potenz zur geschlechtlichen Vermehrung war in dieser Linie nicht erloschen, sondern nur die Fähigkeit der Präconjuganten zur paarweisen Verklebung war gehemmt. Als aber dieser für uns noch unbekannte hemmende Faktor zufällig beseitigt wurde, war auch der geschlechtliche Prozeß in seiner typischen Form zurückgekehrt. In solcher Weise werden von mir die Ergebnisse der Woodruff'schen *Paramaecium*-Kultur erklärt.

§ 48. Besonderheiten in der Vereinigungsweise der Conjuganten bei Ophryoscoleciden und Cycloposthiiden.

Eine für sämtliche untersuchten Infusorien charakteristische Eigentümlichkeit besteht darin, daß zwischen den Partnern während

der ganzen Conjugationsdauer keine ununterbrochene plasmatische Verbindung existiert. Die Conjuganten legen sich mit ihren vorderen Enden aneinander, wobei sie mit den adoralen Membranellen ineinandergreifen. Dabei erhält sich zwischen beiden Tieren eines Paares immer ein linsenförmiger freier Raum, indem sie sich nur mit der Randzone ihres vorderen Körperendes etwas enger berühren. Diese Eigentümlichkeit, welche wahrscheinlich durch die große Derbheit der Cuticula bedingt ist, gibt dem ganzen weiteren Geschlechtsprozeß ein besonderes Gepräge. Es ist nämlich höchst wahrscheinlich, daß gerade diese Eigentümlichkeit zur Folge hat, daß der männliche Kern der Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae sich zu einem beweglichen Spermium differenziert und die Befruchtung des Partners durch dessen Mund vollführt. Dies aber bringt den bereits erwähnten Parallelismus der Befruchtungsvorgänge mit der Befruchtung bei Metazoen mit sich, speziell bei manchen Cölenterata. Die Frage, ob ein solcher Vereinigungs- und Befruchtungsmodus bei Ophryoscolecidae als primär oder als sekundär entstanden angesehen werden muß, ist in dem letzteren Sinne zu beantworten, indem dasjenige Merkmal, welches ich für die Entstehung der Conjugationseigentümlichkeiten als grundlegend halte, d. h. die außerordentliche Erhärtung der Cuticula durch Einlagerung von SiO_2, zweifelsohne als Neubildung im Bereich der Familien der Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae erworben ist. Darum ist auch der Befruchtungsvorgang der Ophryoscolecidae ebenso sekundär, wie die totale Conjugation der Peritricha.

§ 49. Die Zahl der Reifungsteilungen des Micronucleus bei Ophryoscoleciden.

Wie bereits früher auseinandergesetzt wurde, erweisen die Conjuganten der übrigen Infusorien entweder 3 oder 4 (*Euplotes*, Microconjuganten der Peritricha) Micronucleusteilungen, von deren die letzte zur Bildung der beiden Pronuclei führt. Dabei werden die ersten 2 resp. 3 Teilungen den Reifungsteilungen der Geschlechtszellen bei Metazoen gleichgeschätzt, wogegen die letzte, zur Bildung der Geschlechtskerne dienende Teilung als eine Teilung sui generis gewertet wird. Dagegen wird bei den Metazoen der Kern einer reifen Geschlechtszelle bereits während der zweiten Reifungsteilung gebildet. Bei sämtlichen *Ophryoscolecidae* und bei *Cycloposthium* gibt es nur 2 Teilungen des Mi in den Conjuganten, wobei schon die zweite die beiden Pronuclei liefert. Diese interessante Tatsache erlaubt uns, wie es mir scheint, eine noch engere

Parallele mit den Reifungserscheinungen bei Metazoen durchzuführen, als es bis zu dieser Zeit möglich war. Ich glaube, daß gerade der von mir bei Ophryoscoleciden entdeckte Reifungstypus am meisten den Prozessen der Eireifung bei Metazoen entspricht. In beiden Fällen teilt sich der Kern (der Mi, resp. der Kern der Eizelle) zweimal. In beiden Fällen gibt das eine Produkt der ersten Teilung den ersten Reduktionskörper. Endlich in beiden Fällen wird das eine Produkt der zweiten Teilung zum weiblichen Geschlechtskern. Daß das andere Produkt der zweiten Teilung bei Metazoen zum zweiten Reduktionskörper wird, während es bei Ophryoscoleciden sich zum männlichen Kern differenziert, kann außer acht gelassen werden, denn in bezug auf den weiblichen Kern des Infusors erscheint der männliche Kern doch als etwas Ausgeschaltetes, als ein Abfallsprodukt, welches mit dem Reduktionskörper der Metazoen verglichen werden kann. In solcher Weise können wir die zweite Teilung des Mi bei Ophryoscoleciden mit der zweiten Reifungsteilung der Metazoen vergleichen. In allen den Fällen, wo die Zahl der Mi-Teilungen während der Conjugation größer ist, d. h. 3 oder 4 beträgt, haben wir es augenscheinlich mit überzähligen Teilungen zu tun, welche in den Reifungserscheinungen der Metazoen keine Parallele für sich haben. In welcher Weise diese überzähligen Teilungen bei Infusorien zustande gekommen sind, geht uns hier nichts an.

§ 50. Geschlechtskerne und Befruchtung bei Ophryoscoleciden und bei Metazoen.

Die große Ähnlichkeit der Befruchtungsprozesse bei Ophryoscoleciden und Metazoen ist hauptsächlich in folgenden Merkmalen ausgeprägt. Erstens sind bei Ophryoscoleciden der männliche und der weibliche Kern viel mehr voneinander verschieden als bei den übrigen Infusorien. Indem der weibliche Pronucleus einfach kugelförmig ist, erhält der männliche Kern eine länglich-ovale Gestalt und ist mit einem Perforatorium und einem beweglichen Schwanzanhang versehen.

Zweitens verläßt der männliche Kern den Conjuganten, indem er die Form eines Spermiums angenommen hat, und muß erst einen freien zwischen den Conjuganten befindlichen Raum passieren, um in den Partner einzudringen, was an die Befruchtung bei Metazoen erinnert. Endlich nehmen die Pronuclei der Ophryoscoleciden vor der Kerncopulation stets eine kugelige Form an, wobei sie sich im Ruhestadium befinden. Bei anderen Infusorien behalten meistens die

Geschlechtskerne während des ganzen Conjugationsprozesses die Gestalt der Spindeln. In solcher Spindelform kopulieren auch die Nuclei, um eine gemeinsame diploide Spindel (= Syncaryon) zu bilden. Bei Ophryoscoleciden dagegen erhält der weibliche Kern von Anfang an eine kugelige Gestalt. Dieselbe Form wird auch vom männlichen Kern, nachdem er in die Nähe des weiblichen Pronucleus angelangt ist, angenommen. Erst nach dieser Abrundung copulieren die Kerne. Diese Erscheinungen sind in hohem Maße den Veränderungen ähnlich, welche von den beiden Geschlechtskernen in einem soeben befruchteten Ei der Metazoen vor der Bildung des Syncaryons durchgemacht werden. So wird die Schwanzpartie des Spermiums der Ophryoscolecidae in eben solcher Weise wie bei den Spermien der Metazoen im Protoplasma des Partners (resp. dem der Eizelle) resorbiert. Alles in allem sind die Befruchtungsvorgänge bei Ophryoscoleciden wirklich denen der Metazoen verblüffend ähnlich.

Die morphologische Vergleichung des männlichen Geschlechtselements von *Cycloposthium* mit einem Metazoenspermium wurde von uns im § 26 gezogen. Was die Möglichkeit einer Homologie zwischen dem *Cycloposthium*-Spermium und den echten Spermien anbetrifft, so muß ich eine solche leider leugnen. Obwohl wirklich eine große Ähnlichkeit in der Struktur und dem ganzen Benehmen des Ophryoscolecidenspermiums mit denen des Metazoenspermiums besteht, sind es doch Bildungen, welche unabhängig voneinander in den zwei genannten Organismengruppen sich entwickelt haben. Das Spermium der Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae stellt eine spezielle Anpassung dar, welche im Bereich dieser Familien von parasitischen Infusorien entstanden ist und vom gewöhnlichen migrierenden Kern der übrigen Ciliaten abzuleiten ist. Wenn, wie es gewöhnlich angenommen wird, die Conjugation der Ciliata aus einer Gametencopulation ihrer Vorfahren hervorgegangen ist, so können mit den Metazoenspermien eher diese Gameten der Ciliatenahnen verglichen werden. In unserem Falle haben wir aber eines der markantesten Beispiele weitgehender Konvergenz in der Struktur funktionell gleichwertiger Gebilde. Wie bekannt, gibt es Fälle vollkommener Strukturkonvergenz zwischen Bildungen, welche ihrer Funktion nach viel weniger gleichwertig sind, als die Spermien der Ophryoscolecidae und der Metazoen. So habe ich im Jahre 1918 ausführlich beschrieben, daß die Struktur der Nesselkapseln von *Polykrikos* (nach Chatton), des Kopforgans der Trichonymphidae und der Spermien der Dekapoden Krebse, fast vollkommen identisch sind. Hier ist die

Konvergenz der genannten Gebilde durch die Gleichheit des Baumaterials (Protoplasma einer einzigen Zelle + deren Centrosoma) sowie durch eine gewisse Ähnlichkeit ihrer Funktion hervorgerufen. Alle verglichenen Gebilde enthalten nämlich einen Apparat zum schnellen Herausschleudern (durch Explosion) eines Teils des Zellinhalts aus einem besonderen Reservoir. Um so natürlicher erscheint das Entstehen einer vollkommenen Konvergenz zwischen der Funktion nach identischen Gebilden, d. h. den Ophryoscoleciden- und Metazoenspermien.

§ 51. Verschiedene Typen der Veränderungen des Kernapparats während der Conjugation.

Indem man den Veränderungsgang des Kernapparates während der Conjugation bei verschiedenen Ciliaten genau verfolgt, bekommt man sogleich den Eindruck, daß es mehrere verschiedene Typen der der Geschlechtskerncopulation vorangehenden Kernveränderungen gibt. Alle diese Veränderungstypen führen aber zu einem und demselben Endresultat, d. h. zur Bildung von 2 Pronuclei in jedem Partner. Diese Regel besteht sogar für solche Formen wie Peritricha, wo eine totale Conjugation herrscht. Die Exconjugationsperiode bei verschiedenen Ciliaten weist auch mehrere verschiedene Typen der Kernrekonstruktion auf, wobei sie sämtlich von einem gemeinsamen Punkte, d. h. von Syncaryon, in verschiedenen Richtungen divergieren. Dementsprechend stellt der Moment der Copulation der Pronuclei und der Bildung des Syncaryons sozusagen einen zentralen Brennpunkt dar, in welchem verschiedene Typen der präcopulativen Kernveränderungen zusammentreffen und von welchem sämtliche Typen der postcopulativen Kernrekonstruktion ausstrahlen. Es ist ein Moment, in welchem der Kernapparat sämtlicher Ciliaten (*Opalina* ausgeschlossen) vollkommen gleich ist.

Ein anderer Umstand, welcher sogleich hervorgehoben werden muß, besteht darin, daß die Zahl der präcopulativen Kernveränderungsmodi mit der der postcopulativen nicht zusammenfällt. Die postcopulativen Kernveränderungen bei Exconjuganten sind verschiedenartiger als die präcopulativen, d. h. der Bildung der Pronuclei vorangehenden. Dabei können 2 Infusorienarten, welche einen und denselben präcopulativen Kernveränderungstypus besitzen, ganz verschiedene postcopulative Kernveränderungen aufweisen. Daraus folgt, daß wir die Typen der prä- und postcopulativen Kernveränderungen ganz unabhängig voneinander aufstellen müssen.

Als eine dritte vorläufige Bemerkung soll erwähnt sein, daß bei vielen Formen die Prozesse der Kernveränderung manche individuelle Variationen aufweisen, so daß man von zwei, drei prävalierenden Varietäten der Kernveränderung bei ein und derselben Spezies reden kann. Besonders oft ist das bei solchen Arten zu beobachten, welche im neutralen Zustande mehrere Mi oder einen „zusammengesetzten“ Ma (über die Bedeutung dieses Ausdrucks wird später gesprochen werden) besitzen.

§ 52. Die Typen der Kernveränderungen, welche der Bildung des Syncaryons vorangehen.

Bei Aufstellung verschiedener Kategorien wollen wir bei den mit mehreren Mi versehenen Formen das Schicksal jener Mi, welche keinen Anteil in der Bildung der Geschlechtskerne nehmen, unberücksichtigt lassen. Außerdem kann auch die Art des Zerfalls des Ma außer acht gelassen werden. Natürlich könnte man auch diese beiden Umstände in Betracht ziehen, aber es ist nicht besonders lohnenswert. Wir hätten damit nur eine weitere Fraktionierung der wichtigsten Haupttypen gewonnen, welche auf sehr minderwertigen Details basiert würde, da die überflüssigen Mi und der Ma in allen Fällen endlich zugrunde gehen. Zwar teilen sich die überflüssigen Mi bei manchen Spezies (*Stylonychia pustulata* nach Prowazek) nur einmal, bei anderen zweimal (*Paramaecium aurelia*) und bei manchen (*Onychodromus grandis* nach Maupas) sogar dreimal, so daß sie zur Bildung der den Pronuclei äquivalenten Kerne gelangen, aber alle diese Teilungen werden mit dem Untergang ihrer Derivate abgeschlossen.

Darum werden wir verschiedene Typen der Kernveränderung nach dem Schicksal des Hauptmicronucleus, welcher die Geschlechtskerne liefert, aufstellen. Die übrigen Mi wiederholen nur die Veränderungsetappen des Hauptmicronucleus, ohne sie zu Ende zu führen. In der von uns angenommenen Klassifikation der präcopulativen Kernveränderungen werden wir mit solchen beginnen, welche im morphologischen Sinne als einfacher erscheinen, ohne dabei zu beurteilen, welche von ihnen als primitiv angesehen werden müssen.

I. *Ophryoscoleciden*-Typus. Der Mi teilt sich zweimal. Es gibt nur einen Restmicronucleus.

Zweifelsohne ist es der einfachste Veränderungstypus; bis jetzt ist er nur von mir bei Ophryoscolecidae und Cycloposthiidae gefunden worden. Der einzige Mi dieser Ciliata teilt sich zweimal.

Die erste Teilung gibt einen aktiven und einen Restmicronucleus. Die zweite Teilung (des aktiven Mi) liefert die beiden Pronuclei.

Solch ein Typus der Bildung von Geschlechtskernen scheint für sämtliche Oligotricha, welche im Darm der Huftiere parasitieren, charakteristisch zu sein. Ich habe ihn bei *O. janus, D. ecaudatum, D. triloricatum, D. gracile, D. bubalidis* und *Cycloposthium bipalmatum* beobachtet.

II. *Paramaecium bursaria*-Typus. Der Mi teilt sich dreimal. Es gibt zwei Restmicronuclei.

Wie aus der Arbeit von Hamburger (1904) zu ersehen ist, teilt sich der einzige Mi von *P. bursaria* dreimal. Die erste Teilung liefert einen aktiven und einen Restmicronucleus. Die zweite Teilung (des aktiven Mi) gibt wieder einen aktiven und einen Restmicronucleus. Zuletzt teilt sich der aktive Mi nochmals, um die beiden Pronuclei zu bilden. Ganz derselbe Veränderungsgang wurde von Maupas (1889) für *Onychodromus grandis* beschrieben, mit dem Unterschied aber, daß bei dieser Form auch der zweite im neutralen Zustand vorhandene Mi ebenso viele Teilungen durchmacht. Die von ihm stammenden Äquivalenten der Geschlechtskerne gehen aber zugrunde.

Somit ist dieser Typus für manche Holotricha und Hypotricha festgestellt.

III. *Paramaecium caudatum*-Typus. Der Mi teilt sich dreimal. Es gibt drei Restmicronuclei.

Dieser Typus ist unter den Ciliaten am weitesten verbreitet, wobei er besonders genau bei *P. caudatum* beobachtet worden ist. Der einzige Mi teilt sich dreimal. Die beiden ersten Teilungen liefern zwei, dann vier Mi. Nur einer der letzteren ist aktiv und gibt durch eine weitere Teilung die Geschlechtskerne; die übrigen drei sind als Richtungskörper aufzufassen und gehen zugrunde.

Außer *P. caudatum* werden dieselben Prozesse bei *P. putrinum, Chilodon uncinatus, Colpidium colpoda, Leucophrys patula, Cryptochilum echini, Nicollella ctenodactyli* u. a. wiedergefunden. Hierher gehört auch *P. aurelia*, mit dem Unterschied, daß es im neutralen Zustand 2 Mi besitzt; dabei macht auch der zweite Mi die ersten zwei Teilungen mit, welche in der Bildung von 4 Restmicronuclei resultieren. *Didinium nasutum* (mit 1—8 Mi) ist auch zum III. Typus anzuschließen. Außerdem gehören hierher auch *Loxodes rostrum, Oxytricha fallax* (nach Gregory, 1923) und, scheinbar, *Bursaria truncatella*.

Die Macroconjuganten der Peritricha (*Carchesium, Vorticella, Ophrydium, Opercularia*) weisen dieselben 3 Teilungsstufen des Mi

auf. Nur bleibt hier auch der eine, und zwar der männliche, von den Geschlechtskernen steril und wird im Plasma resorbiert.

Alles in allem gehören zu diesem Typus zahlreiche Holotricha, manche Hypotricha, die Macroconjuganten der Peritricha und wahrscheinlich auch mehrere Heterotricha.

IV. *Stylonychia*-Typus. Der Mi teilt sich viermal. Es gibt 5 Restmicronuclei.

Beim Aufstellen dieses Typus halte ich mich an die Beschreibung der Conjugation bei *Stylonychia pustulata* nach PROWAZEK. Der Hauptnucleus dieser Form teilt sich viermal, wobei seine erste Teilung zur Bildung von zwei aktiven Mi führt. Die zweite Teilung endigt in der Bildung von 4 Mi, von denen aber nur zwei aktiv sind, während die zwei übrigen einfach zugrunde gehen. Die dritte Teilung der aktiven Mi liefert 4 Kerne; davon gehen drei zugrunde, der vierte aber bleibt aktiv. Durch eine nochmalige Teilung werden von ihm die zwei Pronuclei gebildet. Der zweite Mi der neutralen *Stylonychia pustulata* teilt sich nur einmal, nach welcher Teilung seine beiden Derivate einer Resorption anheimfallen.

Dieser Typus ist also manchen Hypotrichen eigen.

V. *Euplotes*-Typus. Der Mi teilt sich viermal. Es gibt 7 Restmicronuclei.

Nach den Angaben von MAUPAS und BÜTSCHLI zu urteilen, teilt sich der einzige Mi von *Euplotes* viermal. Aus den ersten drei Teilungen resultiert die Bildung von 8 Kernen: sieben davon gehen zugrunde, der achte aber teilt sich noch einmal und liefert die Pronuclei. Einen ganz ähnlichen Veränderungsgang des Mi finden wir bei den Microconjuganten der Peritrichen. Der Untergang des weiblichen Pronucleus kann als eine sekundäre Erscheinung aufgefaßt werden.

Somit ist dieser Typus bei manchen Hypotrichen und bei den Microconjuganten der Peritrichen vertreten.

Es ist wohl möglich, daß eine eingehende Untersuchung der Conjugation bei weiteren noch nicht darauf erforschten Ciliaten uns noch weitere präcopulative Kernveränderungstypen bringen wird. So kann man nach den Angaben von MULSOW (1913) denken, daß bei *Stentor* die Zahl der Teilungen des Hauptmicronucleus noch bedeutender als bei *Euplotes* ist. Zurzeit scheint es mir aber besser, sich mit den oben aufgeführten 5 Typen zu begnügen. Diese Typen können nach einem wichtigen Merkmal, und zwar nach der Zahl der Teilungen des Mi in drei Kategorien höherer Ordnung zusammengefaßt werden: 1. Formen mit zwei Teilungen des Mi

(Typus I), 2. Formen mit drei Teilungen (Typen II—III), 3. Formen mit vier Teilungen (Typen IV—V).

§ 53. Verschiedene Typen der Kernrekonstruktion bei Exconjuganten.

1. *Ophryoscoleciden*-Typus. Eine einzige Teilung des Syncaryons. Die Rekonstruktion wird nicht von einer Teilung des Exconjuganten begleitet. Es gibt kein Absterben der Syncaryonderivate. Es gibt keine Verschmelzung der Syncaryonderivate.

Das ist sicher der einfachste Rekonstruktionstypus des Kernapparats. Das Syncaryon teilt sich nur einmal, wobei eines seiner Teilungsprodukte sich zu einem Mi, das andere zu einem definitiven Ma differenziert. Vielleicht wäre es richtiger, diesen Typus als *Chilodon*-Typus zu bezeichnen, bei welcher Form die Kernrekonstruktion bereits von Enriques eingehend beschrieben wurde. Da aber dieser Typus die ganze Familie charakterisiert, so können wir ihn als Ophryoscoleciden-Typus benennen.

Hierher gehören sämtliche Ophryoscolecidae, *Cycloposthium* und unter den freilebenden Infusorien *Chilodon uncinatus.*

2. *Stylonychia*-Typus. Zwei Teilungen des Syncaryons. Die Kernrekonstruktion wird ohne Teilung des Exconjuganten zu Ende gebracht. Eines (oder zwei) der Syncaryonderivate geht zugrunde. Es gibt keine Verschmelzung der Syncaryonderivate.

Das Syncaryon teilt sich zweimal nacheinander. Von den vier Kernsprößlingen wird der eine zum definitiven Ma, zwei andere verwandeln sich zu den Micronuclei, der vierte aber wird resorbiert. Manchmal (z. B. bei *Euplotes patella* nach Maupas) sterben zwei Kernsprößlinge ab, so daß nur ein einziger zum Mi wird; dasselbe wird nach Collin bei *Anoplophrya branchiarum* beobachtet.

Dieser Typus ist bei verschiedenen Hypothrichen verwirklicht: *Stylonychia mytilus* (nach Bütschli), *S. pustulata* (nach Bütschli und Prowazek), *Onychodromus grandis* nach Maupas), *Euplotes patella* und *E. charon* (nach Bütschli und Maupas). *Oxytricha fallax* scheint nach den Angaben von Gregory (1923) zu demselben Typus zu gehören, obwohl der genannte Forscher die Kernrekonstruktion in etwas abweichender Weise beschreibt.

3. *Didinium*-Typus. Zwei Teilungen des Syncaryons. Die Kernrekonstruktion wird ohne Teilung des Ex-

conjuganten zu Ende gebracht. Es gibt kein Absterben der Syncaryonderivate. Verschmelzung der Syncaryonderivate vorhanden.

Bisher nur bei *Didinium nasutum* beobachtet. Das Syncaryon teilt sich zweimal und ergibt vier indifferente Kerne. Zwei davon verwandeln sich in die definitiven Mi. Zwei übrige verschmelzen zu einem einheitlichen Ma. Die Verschmelzung mehrerer Syncaryonderivate, welche zur Bildung des Ma führt, ist unter den Ciliaten ziemlich weit verbreitet. Die in solcher Weise zustande kommenden Ma schlage ich vor als „zusammengesetzte" zu bezeichnen, um sie von „einfachen" Ma, welche aus einem einzigen Syncaryonderivat hervorgehen, zu unterscheiden.

4. *Nicollelidae*-Typus. Zwei Teilungen des Syncaryons. Die Kernrekonstruktion wird ohne Teilung des Exconjuganten zu Ende gebracht. Eines der Syncaryonderivate geht zugrunde. Verschmelzung der Syncaryonderivate vorhanden.

Dieser Rekonstruktionstypus ist dadurch interessant, daß wir uns hier bei der geringen Zahl der Syncaryonderivate doch der Verschmelzung sowie dem Untergang mancher Kernsprößlinge begegnen. Das Syncaryon teilt sich zweimal nacheinander. Bei der zweiten Teilung scheint die eine Spindel zwei Macronucleusanlagen, die andere aber zwei Micronucleusanlagen zu geben. Einer der letzteren stirbt ab und wird im Plasma resorbiert. Die beiden Macronucleusanlagen verschmelzen in der größten Mehrzahl der Fälle zu einem „zusammengesetzten" Ma. Ausnahmsweise kann diese Verschmelzung wegbleiben.

Zu diesem Typus gehört die Kernrekonstruktion bei den Vertretern der Nicollellidae, und zwar bei *Nicollella ctenodactyli* und *Collinella gundi.* Nach meinen noch nicht veröffentlichten Beobachtungen scheint aber dieser Typus noch viel weiter verbreitet zu sein. Ich habe ihn nämlich bei verschiedenen im Darm der Huftiere parasitierenden Holotrichen gefunden.

5. *Colpidium*-Typus. Zwei Teilungen des Syncaryon. Die Kernrekonstruktion wird von einer Teilung des Exconjuganten begleitet.

Es gibt kein Absterben der Syncaryonderivate. Es gibt keine Verschmelzung der Syncaryonderivate.

Die 4 Kerne, welche durch zweimalige Teilung des Syncaryons gebildet werden, differenzieren sich zu 2 Mi und 2 Ma. Im fünften Rekonstruktionstypus begegnen wir einem neuen Moment: die Re-

konstruktion des normalen Kernapparats wird nur bei der ersten Teilung der Exconjuganten vollzogen, wobei jedes Tochtertier je einen Mi und einen Ma des Exconjuganten bekommt. Somit war in den Typen 1—4 die Kernrekonstruktion schon vor der ersten metagamen Teilung beendet, wogegen sie hier erst nach derselben erreicht wird.

Der fünfte Typus wurde in typischer Form bei *Colpidium* (Maupas, Bütschli und Dehorne) beobachtet; außerdem kommt er bei *Paramaecium bursaria* (Hamburger) und ausnahmsweise auch bei *Didinium nasutum* vor. *P. aurelia* gehört zu demselben Typus mit dem Unterschiede, daß jeder Mi hier nochmals sich teilt, um die beiden Mi eines neutralen Tieres zu liefern.

6. *Leucophrys*-Typus. Zwei Teilungen des Syncaryons. Die Kernrekonstruktion wird von einer Teilung des Exconjuganten begleitet. Eines der Syncaryonderivate geht zugrunde. Es gibt keine Verschmelzung der Syncaryonderivate.

Dieser Typus, der nur bei *Leucophrys patula* (nach Maupas) anzutreffen ist, stellt eine Umänderung des vorigen dar, kann vielleicht sogar nach Nachprüfung der Angaben Maupas mit dem fünften Typus zusammenfallen. Durch zweimalige Teilungen des Syncaryons werden 4 Kerne gebildet, deren zwei sich zu Macronucleusanlagen verwandeln. Von den übrigen zwei Kernen aber liefert nur ein einziger den Mi, während der andere resorbiert wird. Dadurch muß der Mi zur Wiederherstellung des normalen Kernapparats nochmals sich teilen. In solcher Weise entstehen im Exconjuganten 2 Mi und 2 Ma. Darauf folgt eine Teilung des Tieres, wodurch jedes der Sprößlinge einen normalen Kernapparat erhält. Bei dieser Form folgt der zweimaligen Teilung des Syncaryons noch eine „supplementäre“ Teilung des Mi, wie ich sie nennen möchte.

7. *Paramaecium*-Typus. Drei Teilungen des Syncaryons. Die Kernrekonstruktion wird von zweimaliger Teilung des Exconjuganten begleitet. Drei der Syncaryonderivate gehen zugrunde. Es gibt keine Verschmelzung der Syncaryonderivate.

Das ist der am meisten bekannte, obwohl ziemlich seltene Rekonstruktionstypus. Drei nacheinander folgende Teilungen des Syncaryons liefern 8 Kerne, welche nach der letzten Teilung zu 4 Mi und 4 Ma sich differenzieren. Drei der Micronuclei gehen zugrunde (nach Calkins und Cull persistieren sie aber). Dann folgt zweimalige Teilung des Exconjuganten, wobei die Ma einfach unter den

4 Sprößlingen verteilt werden. Diese Teilungen werden von „supplementären“ Teilungen des einzigen Mi begleitet, wodurch jedes der vier resultierenden Tiere einen normalen Kernapparat erhält.

Außer *Paramaecium caudatum* wird ähnlicher Rekonstruktionstypus bei *P. putrinum* und *Cryptochilum nigricans* beschrieben.

8. *Carchesium*-Typus. Drei Teilungen des Syncaryons. Die Kernrekonstruktion wird von dreimaliger Teilung des Exconjuganten begleitet. Es gibt kein Absterben der Syncaryonderivate. Es gibt keine Verschmelzung der Syncaryonderivate.

Dieser Typus könnte anders als Peritrichen-Typus bezeichnet werden, weil er nur bei den Vertretern dieser Gruppe vorkommt. Nach dreimaliger Teilung des Syncaryons wird der eine der dadurch gelieferten Kerne zum Mi, während die übrigen sieben sich zu Macronucleusanlagen differenzieren. Indem das neutrale Tier nur je einen Mi und Ma enthält, erfolgt die Kernrekonstruktion in der Weise, daß der Exconjugant dreimal sich teilt, wobei sein einziger Mi dabei „supplementäre“ Teilungen erfährt.

In solcher Weise geht die Kernrekonstruktion bei *Carchesium polypinum* (M. Popoff), *Vorticella monilata* (Maupas), *V. nebulifera* (Maupas), sowie bei einem gewissen Teil der Individuen von *Opercularia coarctata* (Enriques). Die Mehrzahl der Exemplare von *Opercularia* rekonstruiert aber ihren Kernapparat nach einem vereinfachten Typus. Das Syncaryon teilt sich dabei nur zweimal und liefert 3 Ma nebst einem Mi. Diese werden durch zwei nacheinander folgende Teilungen in normaler Kombination unter 3 Individuen verteilt. Wie man bemerkt, werden dabei die charakteristischen Züge des 8. Typus, d. h. zahlreiche Ma mit einem Mi und die ungleiche Zahl der resultierenden Individuen beibehalten, es fehlt nur die dritte Teilung des Syncaryons.

9. *Bursaria*-Typus. Vier Teilungen des Syncaryons. Die Kernrekonstruktion wird ohne Teilung des Exconjuganten vollzogen. Mehrere Syncaryonderivate gehen zugrunde. Es gibt eine Verschmelzung der Syncaryonderivate.

Die Kernrekonstruktion scheint bei Heterotrichen einen besonderen Charakter zu haben. Leider ist dieser Prozeß gerade hier noch sehr wenig studiert worden. Sogar die Angaben Prowazek's über *Bursaria truncatella*, welche ich zum Aufstellen des 9. Typus benutze, sind nur als provisorisch aufzufassen. Am Schluß seiner Arbeit gibt Prowazek folgende etwas schematisierte Darstellung

des ganzes Prozesses. Das Syncaryon teilt sich viermal und liefert 16 Kerne. Das Schicksal der letzteren ist sehr verschieden. Während 6—8 darunter zugrunde gehen, liefern die weiteren 2—5 (am häufigsten 3—4) Macronucleusanlagen; sämtliche übrigen Kerne verwandeln sich in Mi. Später verschmelzen alle Plazenten zu einem einheitlichen „zusammengesetzten“ Ma, die Micronuclei aber erleiden je zwei bis drei „supplementäre“ Teilungen, wodurch die für den neutralen Zustand normale Zahl der Mi (etwa 20) erreicht wird.

10. *Dileptus*-Typus. Vier oder fünf Teilungen des Syncaryons. Die Kernrekonstruktion wird ohne Teilung des Exconjuganten vollzogen. Es gibt kein Absterben der Syncaryonderivate. Es gibt keine Verschmelzung der Syncaryonderivate. Eine Fragmentation der Syncaryonderivate ist vorhanden.

Die Conjugation von *Dileptus anser*, dieser mit einem sehr eigentümlichen Kernapparat versehenen Ciliatenform, ist soeben (1924) beschrieben worden. Obwohl noch manches in dem Conjugationsprozeß nicht genügend aufgeklärt bleibt, sieht man doch, daß die Kernrekonstruktion bei *Dileptus* nach einem besonderen Typus erfolgt. Das Syncaryon teilt sich zweimal, wobei drei seiner Derivate etwas größer als der vierte erscheinen. Der Autor deutet die größeren Kerne als Macronucleusanlagen, den kleineren als Micronucleus. Da aber sämtliche Kerne auf mitotischem Wege sich weiter teilen, ist es richtiger zu glauben, das wir es hier noch mit indifferenten Kernderivaten zu tun haben. Wie die Plazenta so entbehrt nämlich auch der fertige Ma der Fähigkeit, sich mitotisch zu teilen. Erst nach weiteren zwei oder drei Teilungen werden die echten Plazenten und Micronuclei gebildet. Es ist daraus zu ersehen, daß die größeren Kerne die Potenz zur Caryokinese einbüßen. Dagegen fahren sie fort, sich mehrmals zu fragmentieren, in welcher Weise jene Hunderte von winzigen Kernen entstehen, die den Körper eines neutralen Tieres erfüllen. Diese Fragmentation der Macronucleusanlagen stellt etwas für *Dileptus* Eigentümliches dar. Auf diesem Grunde können wir für *Dileptus* einen besonderen Typus, den „diffusen“ Ma feststellen. Die Micronuclei fahren fort sich zu teilen, bis ihre Zahl etwa 60 Stück (für den neutralen Zustand des Tieres normales Verhältnis) erreicht. Damit ist der Rekonstruktionsprozeß zu Ende.

§ 54. Beziehungen zwischen verschiedenen Typen der präcopulativen und postcopulativen Kernveränderung.

Es fragt sich erstens, ob es einen gewissen Zusammenhang zwischen dem präcopulativen und postcopulativen Typus der Kernveränderung gibt, ob einem gewissen präcopulativen Typus immer auch ein ganz gewisser Rekonstruktionstypus folgt. Im allgemeinen kann man darauf eine negative Antwort geben.

So z. B. kommt es oft vor, daß Formen, welche einen gemeinsamen präcopulativen Veränderungstypus besitzen, während der Exconjugationsperiode unter mehreren verschiedenen Rekonstruktionstypen verteilt werden müssen. Dieses Verhältnis ist besonders für den II[en] präcopulativen Typus richtig, dessen zahlreiche Komponenten die postcopulative Kernrekonstruktion nach Typen 1—8 vollziehen. Desgleichen *Onychodromus grandis* und *Paramaecium bursaria*, welche während der präcopulativen Periode in einem und demselben Typus zu finden sind, machen die Kernrekonstruktion resp. nach dem 2. und dem 5. Typus durch. Auch entgegengesetzte Verhältnisse kommen manchmal vor. Ophryoscolecidae und *Chilodon* z. B., welche zum I resp. II präcopulativen Typus gehören, werden während der Exconjugationsperiode in einem einzigen 1[en] Typus vereinigt. In derselben Weise vereinigen sich bei der Kernrekonstruktion *P. bursaria* mit *Colpidium*, *Onychodromus* mit *Stylonychia* und mit *Euplotes*.

Solche Verschiedenheit des Verhaltens während der prä- und postcopulativen Periode ist teilweise von der Art der Aufstellung der Typen abhängig. Wie gesagt, wurde bei der Aufstellung der Typen von präcopulativen Kernveränderungen nur das Schicksal des Hauptmicronucleus berücksichtigt, wogegen verschiedene Arten der Kernrekonstruktion der großen Mannigfaltigkeit des ganzen Kernapparats bei neutralen Tieren verschiedener Spezies entsprechen.

§ 55. Kernveränderungstypen, welche für einzelne Infusoriengruppen charakteristisch sind.

Obwohl die Kernveränderungstypen mit systematischen Infusoriengruppen nicht streng verbunden sind, bemerkt man doch, daß manchen Ordnungen der Ciliata vorwiegend ein ganz bestimmter Typus der Kernveränderung eigen ist.

So ist für Holotricha fast stets der II. präcopulative Typus charakteristisch; was die Kernrekonstruktion betrifft, so kann sie bei Holotricha in sehr verschiedener Weise vor sich gehen.

Ganz anders bei Hypotricha. Hier sind gerade die präcopulativen Veränderungen sehr mannigfaltig (Typen: II, III, IV und V), die Kernrekonstruktion wird aber in überwiegender Zahl der Fälle nach dem 2en Typus zu Ende gebracht.

Die Conjugation der Heterotrichen ist noch zu wenig erforscht, als daß man darüber in entschiedener Weise reden könnte. Bei manchen davon (*Bursaria*) scheint das Syncaryon nach dem Holotrichentypus gebildet zu werden. Für die Exconjugationsperiode ist die Verschmelzung mehrerer Plazenten zu einem „zusammengesetzten" Ma charakteristisch. Dieser Prozeß ist für *Bursaria* von Prowazek bewiesen, Mulsow hält ihn für *Stentor* als unentbehrlich; dasselbe soll nach den Angaben von Calkins (1912) auch bei den die Conjugation überlebenden Exemplaren von *Blepharisma lateritia* passieren.

Unter den Peritricha werden die Geschlechtskerne bei Macroconjuganten nach dem Typus II, bei Microconjuganten aber nach dem Typus IV gebildet. Dieser interessante Unterschied besteht bei zahlreichen untersuchten Spezies. Die Kernrekonstruktion scheint bei sämtlichen Peritrichen nach dem Typus 8 zu erfolgen.

Endlich verhalten sich die Oligotricha ebenso nach wie vor der Syncaryonbildung in einfachster Weise, d. h. nach dem ersten Typus.

§ 56. Verschiedene Strukturtypen des Macronucleus bei Ciliaten.

Die Untersuchung der Entstehungsweise des Ma bei Exconjuganten ergibt, daß ungeachtet des ähnlichen morphologischen Baues der Ma der Infusorien einen verschiedenen Wert haben kann, warum auch mehrere differente Kategorien der Macronuclei aufzustellen sind.

1. In dem einfachsten und am häufigsten vorkommenden Falle entsteht der Ma auf Kosten einer einzigen Plazenta, oder eines einzigen Syncaryonderivats. Es ist ein einfacher oder univalenter Ma.

2. Ziemlich oft aber wird der definitive Ma während der Exconjugationsperiode durch die Verschmelzung mehrerer Plazenten gebildet. Bei vielen Hypotricha, Nicollelidae und bei den im Huftierendarm parasitierenden Holotrichen nehmen in der Bildung des Ma zwei Plazenten teil, bei *Bursaria* und wahrscheinlich bei *Stentor* deren mehrere. Einen derartigen Ma ist es am besten als zusammengesetzten oder plurivalenten zu bezeichnen.

3. In seltenen Fällen, wie z. B. bei *Dileptus*, entstehen die zahlreichen kleinen Macronuclei durch eine Fragmentation der Plazenten,

so daß jeder davon nur einen geringen Teil eines echten Ma darstellt. Ein in solcher Weise gebauter Kernapparat ist als ein diffuser Ma zu bezeichnen.

4. Manchmal scheint der sogenannte Ma nicht über das Stadium der Plazenta hinüberzuschreiten. Hier kann man den Ma einfach mit dem Namen von Plazenta „oder plazentärer Ma“ belegen.

5. Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß in anomalen Fällen der Ma durch die Teilung nur eines der Geschlechtskerne entsteht, wie es bei einer gewissen Anzahl der gonomeren Individuen vorkommt. Ich meine darunter solche *Cycloposthium*-Exconjuganten, bei denen beide Pronuclei selbständig bleiben, wobei einer davon sich in zwei Mi, der andere aber in einen Mi und eine Macronucleusanlage teilt. Es ist ein gonomerer Ma.

§ 57. Prospektive Potenz der Syncaryonderivate während der Kernrekonstruktionsperiode.

Für ziemlich viele biologische Erscheinungen ist eine Untersuchung der individuellen Abweichungen, Monströsitäten und Aberrationen von großer Wichtigkeit, da sie wesentlich die Aufklärung des normalen Ganges der Erscheinung erleichtert. In solcher Lage befindet sich auch die Frage über die Bedeutung der Syncaryonderivate bei Infusorien. Klitzke (1916) hat es in seiner letzten Arbeit unternommen diese Frage zu untersuchen, indem er die Exconjuganten von *Paramaecium* studierte. Er kommt dabei zum Schlusse, daß Mi und Ma keine prinzipiellen Unterschiede aufweisen, denn während der Exconjugationsperiode steigt die Zahl der Plazenten bei manchen Tieren von 4 bis auf 5 oder 6, und zwar auf Kosten jener Syncaryonderivate, welche normal als Micronucleusanlagen angesehen werden müssen.

Meine Beobachtungen an gonomeren Individuen von *Cycloposthium* zeigen, daß die prospektive Bedeutung der Syncaryonderivate nicht streng bestimmt erscheint, sondern, sozusagen, von verschiedenen Umständen abhängt. Scheinbar kann jedes Syncaryonderivat während der Kernrekonstruktionsperiode ganz irrelevant sich entweder zu einem Mi oder zu einem Ma differenzieren, oder aber einer Resorption im Plasma anheimfallen. Leider sind die das Schicksal jedes Syncaryonderivats bestimmenden Umstände völlig unbekannt. Gonomere Exconjuganten von *Cycloposthium* scheinen zu zeigen, daß mindestens in manchen Fällen das Schicksal der einen gonomeren Spindel von der Teilungsart der benachbarten gonomeren Spindel beeinflußt

wird. Wenn die erste Spindel, welche sich etwas schneller als die andere teilt, an ihren beiden Polen zwei Macronucleusanlagen hervortreibt, dann gibt die zweite, etwas langsamer sich teilende Spindel, am meisten zwei Micronuclei. Wenn aber die erste Spindel eine heteropolare Teilung erfährt, dann liefert auch die zweite je einen Mi und Ma. Es wurde aber bereits im speziellen Teil hervorgehoben, daß diese Regel ziemlich oft Ausnahmen zeigt, indem keine solche Koordination der Teilung beider Spindeln beobachtet wird.

§ 58. Die Vielkernigkeit mancher Infusorien als eine Tendenz zum Übergang in einen vielzelligen Zustand betrachtet.

Als primitiven Typus der Kernrekonstruktion betrachten wir denjenigen, bei welchem das Syncaryon sich einfach in einen Mi und einen Ma teilt. Dabei erhalten wir als Resultat der Conjugation einen einzelligen Organismus, welcher vollkommen ähnlich ist jenen neutralen Individuen, welche vor der Conjugation da waren. Dieser Organismus beginnt nun jetzt auf ungeschlechtlichem Wege durch Teilung sich zu vermehren. Bei der Mehrzahl der Ciliata aber erfährt das Syncaryon noch vor der ersten Teilung des Exconjuganten zwei, drei oder mehr Teilungen, wodurch in ihm ein zweifaches, dreifaches usw. Assortiment der Mi und Ma entsteht. Erst nachdem der Exconjugant einen vielkernigen Zustand erreicht hat, teilt er sich doch in eine der Zahl der Kernassortimente entsprechende Anzahl der Tochtertiere, welche sich jetzt in gewöhnlicher Weise fortpflanzen. Endlich gibt es solche Formen (*Bursaria*, *Stentor*, *Blepharisma*), wo die Vermehrung des Syncaryon und seiner Derivate in der Bildung eines zusammengesetzten Ma und zahlreicher Mi resultiert, welcher Zustand des Kernapparats auch bei neutralen Tieren solcher Spezies behalten wird. Hier also wird bei der ersten metagamen Teilung des Exconjuganten auch sein Kernapparat mitgeteilt, nicht aber unter mehreren Tochtertieren in gewöhnliche Kernassortimente von je einem Mi und Ma verteilt (die Teilung der Mi bei solchen Formen kann manchmal partiell erst nach der Teilung des Tieres erfolgen, aber stets wird die Zahl der Mi noch vor dem folgenden Vermehrungsakt bis zur normalen ergänzt).

Mir scheint, daß die genannten drei Typen des metagamen Rekonstruktionsprozesses als drei verschiedene und nacheinander folgende Phasen einer und derselben Erscheinung, d. h. des Überganges der Infusorien vom einzelligen und zweikernigen (Mi + Ma) zu einem vielkernigen und in potentia vielzelligen Zustand aufzufassen sind.

Solche Formen, wie z. B. *Paramaecium caudatum* stellen Spezies vor, welche auf dem Wege zur Verwandlung in mehrkernige Organismen sich befinden. Der Exconjugant erhält mehrere Kernassortimente, wird vielkernig, dann aber scheint seine Herkunft von zweikernigen Formen über der neuen Tendenz zu prävalieren, und darum werden dann die Kernassortimente unter mehrere Tochtertiere verteilt. Bei *Bursaria, Stentor* u. a. ist die obengenannte Tendenz fester geworden, so daß die zahlreichen während der Exconjugationsperiode entstandenen Kernassortimente auch weiter fortbestehen, indem der zweikernige Zustand vollkommen verdrängt wird. Die Verschmelzung der Plazenten ist nur eine sekundäre Erscheinung, und sonst entspricht ein zusammengesetzter Ma eigentlich mehreren Kernen und erinnert dadurch an die Gesamtheit der somatischen Kerne bei Metazoen.

Aber auch solche Formen von Infusorien kehren während der Geschlechtsprozesse zum einkernigem Zustand zurück.

Wenn wir die Richtigkeit meiner Deutung anerkennen, so kann man die metagamen Teilungen bei *Paramaecium* als eine Art von Polyembryonie ansehen, wie es Schweyer (1923) tut. Jedoch möchte ich eine von Schweyer etwas abweichende Deutung zulassen und zwar die folgende. Denn unter Polyembryonie versteht man bei Metazoen das Entstehen von mehreren Individuen aus einem Gebilde (dem befruchteten Ei), welches normal nur ein einziges Individuum produzieren sollte. Etwas ganz Ähnliches geschieht bei *Paramaecium*, wenn wir annehmen, daß die Herausbildung mehrerer Kernassortimente in dem Exconjuganten primär einen Anlauf zu dessen Verwandlung in einen vielkernigen, polyenergiden Organismus vorstellt. Der Zerfall des Exconjuganten in 4 Tochtertiere, unbegleitet von der Teilung der Plazenten, zerstört diesen vielkernigen Zustand des Tieres, und bildet daher eine Art von Polyembryonie.

Darum halte ich die dauernd vielkernigen Infusorien, wie *Bursaria*, *Stentor*, *Dileptus*, *Loxodes*, für solche Organismen, bei welchen eine Unterdrückung mehrerer metagamer Teilungen erfolgt ist, wobei die Individuen, welche als Resultat dieser Teilungen entstehen sollten, zu einem einheitlichen, aber plurivalenten Organismus vereinigt bleiben.

Dementsprechend stellen solche vielkernige Infusorien nicht nur betreffs ihres Kernapparats, sondern auch nach ihrer Entstehungsart (als Resultat von Unterdrückung mehrerer metagamer Teilungen) ein Äquivalent von mehrzelligen Organismen dar.

§ 59. Die geschlechtliche Differenzierung bei Infusorien.

Zurzeit kann es als bewiesen gelten, daß beinahe sämtliche Ciliata Hermaphroditen sind, was aus der gegenseitigen Befruchtung beider Partner während der Conjugation zu ersehen ist. Hermaphroditismus ist der primäre und dominierende geschlechtliche Zustand der Infusorien. Ebenso aber wie in hermaphroditischen Metazoengruppen oft Übergänge zur Getrenntgeschlechtlichkeit, und in getrenntgeschlechtlichen solche zur Zwittrigkeit zu finden sind, kann man das gleiche auch bei manchen Ciliata beobachten. Die Aufklärung solcher Übergangsstufen bietet ein hervorragendes Interesse.

Die meisten Ciliata sind, wie gesagt, typische Hermaphroditen, wofür *Didinium nasutum* ein Beispiel liefert. Beide Conjuganten sind von derselben Gestalt, Größe und innerer Struktur. Es erfolgt eine gegenseitige Befruchtung, nach welcher beide Partner einen normalen Kernapparat rekonstruieren und zum neutralen Zustand zurückkehren. Beide Conjuganten sind also vollkommen gleichwertig.

Die Opalinen könnten als ein Fall völliger Getrenntgeschlechtlichkeit gelten. Sie bieten aber soviel Eigentümlichkeiten dar, daß ihr Vergleich mit anderen Ciliata nicht gut durchführbar ist. Es ist nämlich fraglich, ob es richtig ist, die Gameten von *Opalina* mit Conjuganten der übrigen Infusorien zu vergleichen.

Ein sehr stark ausgeprägter Übergang zum getrenntgeschlechtlichen Zustand offenbart sich bei den meisten Peritrichen. Bei diesen Ciliaten differenzieren sich stets zwei Sorten von geschlechtlichen Individuen, d. h. Micro- und Macroconjuganten, welche als Männchen und Weibchen (Dobell 1914) aufzufassen sind. Bei der Conjugation wird nur das größere Individuum zum Exconjuganten, während das kleinere oder das Männchen zugrunde geht. Doch behalten die Peritricha noch deutliche Spuren ihrer Herkunft von hermaphroditen Vorfahren. In beiden Conjuganten werden nun zwei Pronuclei gebildet, die ohne Zweifel dem männlichen und dem weiblichen Geschlechtskern der übrigen Ciliaten entsprechen. Dabei wandert der männliche Pronucleus des Microconjuganten in den Partner über, die gegenseitige Wanderung des männlichen Kernes des Macroconjuganten in das kleinere Individuum bleibt aber weg. In solcher Weise wird die gegenseitige Befruchtung zu einer einseitigen. Der männliche Kern des Macroconjuganten und

der weibliche des Microconjuganten sterben ab und werden im Protoplasma des Tieres resorbiert.

Wenden wir uns jetzt von diesen mehr oder weniger klaren Typen der Geschlechtsverhältnisse zu einer kritischen Übersicht jener Ciliata, bei denen von verschiedenen Autoren die Anwesenheit einer geschlechtlichen Differenzierung in den Conjuganten angenommen worden war, indem der eine Partner näher zum weiblichen, der andere zum männlichen Geschlechtszustand steht.

Wie bereits früher (§ 19) gesagt, umfaßt die erste Kategorie dieser Fälle solche Spezies, bei welchen ein gewisser Prozent der Pärchen aus Individuen verschiedener Größe besteht, wodurch sie an Macro- und Microconjuganten der Periticha erinnern.

Solche Verhältnisse werden bei *Paramaecium putrinum* (Doflein) und *Stentor coeruleus* (Mulsow) gefunden. Beide genannten Forscher berichten, daß etwa eine Hälfte der Pärchen aus Individuen verschiedener Größe gebildet ist, in der übrigen Hälfte der Pärchen sind die Conjuganten gleichgroß. Wie soll man diese Tatsache erklären, und warum ist gerade die Hälfte der Pärchen anisogam? Die Conjugation von *Cycloposthium* hilft uns diese Frage in befriedigender Weise zu beantworten. Die progame Teilung von *Cycloposthium* ist immer ungleich und liefert zwei Tochtertiere von etwas verschiedener Größe: der sogenannte vordere Präconjugant ist kleiner als der hintere. Dadurch entstehen zwei Sorten von Präconjuganten, welche (§ 16) nicht nur durch Größe, sondern auch durch manche andere Merkmale voneinander differieren. Soll man darin eine geschlechtliche Differenzierung erblicken? Gewiß nicht, wie es das weitere Schicksal und die Paarungsweise der Präconjuganten beweisen. Erstens verhalten sich beide Präconjugantensorten während der Conjugation ganz ähnlich; beide bilden je einen männlichen und weiblichen Pronucleus und beide rekonstruieren sich nach erfolgter gegenseitiger Befruchtung und werden zu normalen neutralen Tieren. Es kommt also bei der Conjugation von *Cycloposthium* zu gegenseitiger Befruchtung, und demgemäß sind beide Conjuganten Zwitter. Zweitens, falls wir eine vollkommene geschlechtliche Gleichwertigkeit vorderer (größerer) und hinterer (kleinerer) Präconjuganten annehmen, müssen wir bei Bildung der Pärchen folgende Verhältnisse erhalten: 25 Proz. der Pärchen aus zwei vorderen, 25 Proz. aus zwei hinteren und 50 Proz. aus zwei verschiedenen Präconjuganten bestehend. Alles in allem sollen je 50 Proz. isogamer und anisogamer Pärchen entstehen, welche Verhältnisse ich auch in der Tat an 300 Pärchen von *Cycloposthium*

realisiert gefunden habe. Darum behaupte ich, daß genau dieselbe Erscheinung bei *P. putrinum* und *S. coeruleus* stattfindet. Hier muß auch die progame Teilung in inäqualer Weise sich vollziehen, was zur Entstehung von zwei Präconjugantensorten und später zur Bildung von 50 Proz. anisogamer (aber aus zwei Zwittern bestehender) Pärchen führt.

Dieselbe Erklärung kann auf *Paramaecium caudatum* angewandt werden, falls die Beobachtung von Zweibaum (1922), daß es bei *Paramaecium* zwei Sorten von Conjuganten, und zwar glykogenreiche und glykogenarme gibt, zurecht bestehen bleibt. Dabei bemerkte Zweibaum, daß es in der Mehrzahl der Fälle (76 Proz.) Tiere mit recht verschiedenem Glykogengehalt miteinander conjugieren. Viel seltener (etwa 24 Proz. der Pärchen, von dem Autor aus unbekanntem Grunde in zwei Kategorien geteilt) enthalten beide Conjuganten nur sehr wenig Glykogen. Ich halte es als sehr möglich, daß der verschiedene Glykogengehalt von dessen inäqualer Verteilung während der progamen Teilung abhängt. Wahrscheinlich ist das Glykogen in einer bestimmten (vorderen oder hinteren) Körperhälfte bei neutralen Tieren angehäuft, so daß bei progamer Teilung unbedingt zwei Sorten von Präconjuganten, welche nach ihrem Glykogengehalt sich voneinander unterscheiden, entstehen müssen. Die von Zweibaum angeführten Zahlenverhältnisse bedürfen aber einer weiteren Nachprüfung. Nach seinen eigenen Figuren sieht man, daß eine genaue Schätzung des Glykogengehalts ziemlich schwierig ist, so daß bei genauerer Untersuchung wir vielleicht dieselben Verhältnisse wie bei *Cycloposthium* d. h. 50 Proz. gleichhaltiger und 50 Proz. ungleichhaltiger Pärchen finden werden. Jedenfalls sind die Paramäcien typische Zwitter, da sie eine gegenseitige Befruchtung aufweisen, wobei jeder der Partner sich nach Beendigung der Conjugation ganz ähnlich verhält.

Eine dritte Kategorie der Fälle, wo man a priori eine geschlechtliche Differenzierung suchen dürfte, besteht bei *Cryptochilum echini*, *Loxodes rostrum* und dergleichen. Hier stimmen die Partner stets in ihrem Bau und Größe vollkommen überein, haben aber eine etwas verschiedene gegenseitige Lage (§ 18). Indem aber beide Conjuganten während wie nach der Conjugation stets ein ganz gleiches Verhalten aufweisen, kann man auch hier die Anwesenheit irgendeiner geschlechtlichen Differenzierung verneinen.

Einen sehr interessanten Fall bietet die Conjugation von *Chilodon uncinatus* (nach Enriques) dar. Die Conjuganten unterscheiden sich (obwohl nicht sehr bedeutend) voneinander in ihrer

Größe; außerdem ist ihre gegenseitige Lage verschieden, auch erleidet der Mund bei einem der Partner eine erhebliche Verschiebung während der Conjugation (diese Verschiebung scheint mir noch unter einem Zweifel zu sein). Dazu gesellt sich ein stetiger Größenunterschied zwischen den Conjuganten eines Paares. Es ist aber sehr interessant, daß nach den Angaben von Enriques dieser Unterschied nur während der Conjugation sich entwickelt, indem das vordere Körperende eines Partners etwas nach hinten umgebogen und dadurch verkürzt wird. Vor der Conjugation hat Enriques keine erhebliche Größendifferenzen zwischen verschiedenen Gliedern der conjugierenden Population bemerkt. Durch diese erst nachträgliche Differenzierung der Körpergröße beider Conjuganten wird die von Enriques gegebene Deutung der Erscheinung, nach welcher es sich hier um einen geschlechtlichen Dimorphismus von *Chilodon* (männliche und weibliche „Hemisexe") handelt, bedeutend erschüttert. Als experimentum crucis mag auch in diesem Falle nur das Verhalten der Partner und ihrer Kerne während und nach der Conjugation gelten. Dieses Verhalten ist aber für beide Partner vollkommen gleich, was gegen eine deutlich ausgeprägte geschlechtliche Differenzierung zu sprechen scheint. Alles in allem komme ich hinsichtlich des *Chilodon* zu folgendem Schlusse. Wahrscheinlich verläuft die progame Teilung dieser Form nicht vollkommen äqual, so daß sie zwei Präconjuganten von etwas verschiedener Größe liefert. Es gibt (nach der überhaupt ziemlich verwirrten, obwohl doch sehr interessanten Darstellung von Enriques) Gründe genug zu vermuten, daß die Conjugation vorwiegend zwischen ungleichwertigen Präconjuganten (d. h. zwischen von Anfang an größeren und kleineren Tieren) geschieht. Wenn es so ist, dann spricht überall obwohl auch schwacher Größenunterschied zwischen den Partnern zugunsten einer beginnenden geschlechtlichen Differenzierung. Da indessen das Verhalten der Conjuganten während der Conjugation vollkommen gleich ist, so kann man bei *Chilodon* höchstens von den allerersten Anzeichen der beginnenden Getrenntgeschlechtlichkeit reden.

Jetzt haben wir uns noch der Analyse des einzigen für freibewegliche Infusorien bekannten Beispiels einer gewissen geschlechtlichen Differenzierung zuzuwenden, welches der von mir beschriebene *Opisthotrichum janus* liefert. Das Beispiel ist in seinen Details auch an und für sich sehr interessant. Wie gesagt, werden bei *O. janus* durch inäquale progame Teilung zwei Sorten von Präconjuganten (Micro- und Macroconjuganten) gebildet. Die Entstehungsweise der letzteren beweist, daß bei jeder Conjugations-

epidemie beide Conjugantensorten in genau derselben Individuenzahl vorhanden sein müssen. Bei Anwesenheit von zweierlei Conjuganten sind a priori drei verschiedene Kombinationen möglich: 1. heterogame Vereinigung eines Macroconjuganten mit einem Microconjuganten; 2. homogame Vereinigung zweier Macroconjuganten; 3. homogame Vereinigung zweier Microconjuganten. Dabei sollen bei dem vollkommenen Mangel einer geschlechtlichen Differenzierung und der Gleichwertigkeit beider Conjugantensorten diese drei Kombinationen im Verhältnis von 50 : 25 : 25 sich begegnen.

Mein genügend reiches Material, das dazu noch aus zwei verschiedenen Wirtstieren (einer *Madoqua* und einer *Bubalis*) stammte, gibt einen sicheren Beweis, daß in Wirklichkeit nur die zwei ersten Kombinationen vorkommen, wogegen die Vereinigung von zwei Microconjuganten bei *O. janus* unmöglich scheint. Ferner ist von den beiden übrigen Kombinationen die erste bedeutend häufiger vorhanden (83,7 Proz. sämtlicher Pärchen), als die zweite, d. h. homogame (16,3 Proz.). Bei der Beurteilung dieser Ergebnisse begegnen wir mehreren äußerst wichtigen Tatsachen, welche die Bedeutung der beiden Conjugantensorten aufklären. Was die Macroconjuganten betrifft, so war ich anfangs geneigt, sie für Individuen zu halten, welche eine Veränderung in der Richtung weiblicher Geschlechtstiere aufweisen. In Wirklichkeit aber ist es nicht so, weil die Macroconjuganten echte vollkommene Zwitter, nach der Art der meisten übrigen Infusorien sind. Ihr Hermaphroditismus ist durch ihre Fähigkeit bewiesen nicht nur mit Microconjuganten, sondern auch inter se zu conjugieren. Aber die große Prävalenz von heterogamen Pärchen über den homogamen d. h. von zwei Macroconjuganten gebildeten spricht doch dafür, daß die heterogame Kombination irgendwelche Vorteile besitzt und daß die gegenseitige Attraktion zwischen Micro- und Macroconjuganten größer als zwischen Macroconjuganten ist.

Anders geht es mit den Microconjuganten. Zwar, mit Macroconjuganten vereinigt, werden sie vom männlichen Kern der letzteren befruchtet und rekonstruieren sich zu einem neutralen Tiere, d. h. führen die Conjugation erfolgreich bis zu Ende durch. Das will sagen, daß die Microconjuganten in gewisse Bedingungen gesetzt, als Zwitter zu fungieren imstande sind. Andererseits muß ich betonen, daß sie die Fähigkeit inter se zu conjugieren, vollkommen verloren haben. Dieser Umstand gilt als ein gewichtiger Beweis einer Abschwenkung der Microconjuganten in der Richtung des männlichen Geschlechts. Sie sind nicht vollkommene, sondern, sozu-

sagen einseitige Zwitter, welche nur von den Macroconjuganten, nicht aber von sexuell ihresgleichen angezogen werden. Etwas in der Art von GOLDSCHMIDT's Intersexen mit einer Präponderanz des männlichen Geschlechts.

Die Zahlenverhältnisse der heterogamen und homogamen Pärchen zeigen uns weiter, daß auf jede 100 Pärchen etwa 116 Macroconjuganten und nur 84 Microconjuganten kommen. Was soll aber mit den 32 Microconjuganten geschehen, welche den 32 überzähligen gepaarten Macroconjuganten entsprechen. Es gibt nur eine Antwort: sie gehen zugrunde ohne an den geschlechtlichen Prozessen teilzunehmen. Jene beträchtliche Zahl (bis 5 Proz.) von mir für *O. janus* aufgefundene Microconjuganten, bei welchen der Mi (noch vor der Paarung) bereits in zwei Tochterkerne geteilt war, scheint gerade durch die Anwesenheit von partnerlosen Microconjuganten, die „überreif" geworden sind, bedingt zu sein. Da ich bei „überreifen" Micropräconjuganten niemals Anzeichen einer parthenogenetischen Rekonstruktion gesehen habe, bin ich von ihrem späteren Zugrundegehen überzeugt.

Indem ich alle diesbezüglichen Tatsachen zusammenfasse, stelle ich mir, wie es mir scheint, mit gewissem Rechte, die geschlechtlichen Verhältnisse von *O. janus* in folgender Weise vor. *O. janus* entstammt typischen zwittrigen Formen, wie es nach seinen nächsten Verwandten aus der Familie der Ophryoscoleciden zu ersehen ist. Anfangs war die progame Teilung beinahe äqual, so daß eine einzige Sorte von Präconjuganten, und zwar Macroconjuganten, gebildet wurde. Zur jetzigen Zeit befindet sich *O. janus* auf dem Wege zur Verwandlung in einen getrenntgeschlechtlichen Organismus. Bei der stets sich steigernden Inäqualität der progamen Teilung hat nun nur der vordere Präconjugant seinen normalen Habitus behalten und ist echt zwittrig geblieben. Der hintere Präconjugant verkleinerte sich bedeutend, verlor das für *Opisthotrichum* charakteristische innere Skelett und wurde auch in seiner geschlechtlichen Bedeutung modifiziert. Er hat eine derartige Veränderung in der Richtung eines männlichen Geschlechtstieres erlitten, daß er, gewissermaßen, zum Männchenkandidaten geworden ist. Die Fähigkeit mit anderen Microconjuganten zu conjugieren hat er eingebüßt, die Parthenogenese fehlt. Der geschlechtliche Trieb ist nur nach der Richtung der Macroconjuganten entwickelt, wobei aber, nach angegangener Conjugation, der Microconjugant nicht als ein Männchen, sondern als ein Zwitter fungiert. Eine weitere Differenzierung der Microconjuganten in derselben Richtung wird zweifelsohne den

vollkommenen Verlust des Hermaphroditismus und ihre Verwandlung in Männchen herbeiführen. Manche anomale Fälle der Conjugation von *O. janus* (§ 44, Punkt 2) scheinen meine Ansicht zu unterstützen. Es können nämlich die drei von mir im § 44 beschriebene Anomalien (ein Pärchen und je ein Micro- und Macroexconjugant) auf folgende Weise gedeutet werden: in manchen seltenen Fällen wandern beide Pronuclei des Microconjuganten in seinen größeren Partner über, wo sie mit dessen entsprechenden Kernen copulieren, so daß der Macroconjugant in solcher Weise zwei Syncarya und später ein doppeltes Kernassortiment erhält. Was den kernlos gebliebenen Microconjuganten betrifft, so geht er natürlich zugrunde.

Außerdem habe ich einen Microconjuganten beobachtet, welcher außer dem alten Ma nur einen verhältnismäßig sehr kleinen Kern enthielt. Ich glaube, daß der männliche Kern dieses Individuums in den Macroconjuganten migrierte, die gegenseitige Migration des Macroconjugantenkerns aber unterblieben ist. In solcher Weise ist ein Microconjugant entstanden, welcher kein Syncaryon, sondern bloß seinen eigenen weiblichen Pronucleus enthält; darum erscheint auch dieser Kern bedeutend kleiner als ein Syncaryon.

Alle diese Anomalien scheinen darauf hinzuweisen, daß dem Microconjuganten sogar bei seiner Paarung mit Macroconjuganten die Potenz zur Kernrekonstruktion, das heißt sein weiblicher Charakter, abgehen kann. Entwickelt sich diese Tendenz noch weiter, so kommen die Microconjuganten von *O. janus* in einen Zustand, wie ihn jetzt die Microconjuganten der Peritricha aufweisen.

Es scheint mir lohneswert einige Parallelen zwischen geschlechtlichen Verhältnissen bei Infusorien und solchen bei manchen Metazoen, wo es Übergänge zwischen der Zwittrigkeit und dem Gonochorismus gibt, durchzuführen.

Wenden wir uns anfangs den Trematoden zu, wo der Veränderungsgang der Geschlechtsverhältnisse in derselben Richtung wie bei Infusorien sich entwickelt hat. Nebst typisch zwittrigen Formen weisen manche Trematoden besonders aus der Gruppe von Didymozoa eine ganze Reihe von Übergängen zum getrenntgeschlechtlichen Zustand auf.

I. Stufe. Die Tiere sind typische Hermaphroditen mit vollkommen entwickeltem männlichen und weiblichen Geschlechtsapparat. Die Befruchtung ist gegenseitig, wobei beide copulierenden Individuen annähernd die gleiche Zahl der Eier produzieren. Beispiel:

Fasciola hepatica. Die meisten Infusorien befinden sich in demselben Zustand. Beispiel: *Didinium nasutum.*

II. Stufe. Beide Glieder eines copulierenden Paares sind vollwertige Hermaphroditen, ihrem Bau, sowie ihrer geschlechtlichen Tätigkeit nach. Einer der Partner ist aber stets etwas größer als der andere und besitzt etwas besser entwickelten weiblichen Geschlechtsapparat. Beispiel: *Collyriclum faba* aus der Haut der Vögel. Vielleicht entspricht dieser Phase unter den Infusorien *Chilodon uncinatus.*

III. Stufe. Beide copulierende Individuen sind voneinander nicht nur nach der Größe, sondern auch nach der Fähigkeit zur Eierproduktion verschieden. Das größere Tier enthält sehr zahlreiche und vollkommen entwicklungsfähige Eier. Das kleinere Tier besitzt weniger Eier, wobei sie schwächer gefärbt und unfähig zur weiteren Entwicklung sind. Die Tiere sind immer paarweise in einer Cyste anzutreffen, so daß die Copulation stets zwischen zwei Individuen verschiedener Größe stattfindet. Beispiel: *Nematobothrium filaria* aus der Kiemenhöhle von *Sciaena aquila.* Unter den Infusorien befindet sich *O. janus* inmitten zwischen den Stufen II und III.

IV. Stufe. Beide copulierende Tiere unterscheiden sich voneinander durch ihre Größe und durch den ganzen Bau ihres Geschlechtsapparats. Bei dem kleineren Individuum finden wir einen sehr stark ausgebildeten männlichen Apparat, wogegen das weibliche, obwohl regelrecht ausgebildet, doch rudimentär und funktionsunfähig bleibt. Das größere Individuum ist mit einem vollkommen ausgebildeten weiblichen und einem ganz rudimentären männlichen Apparat versehen. Ihrem Verhalten nach sind die Tiere als Männchen und Weibchen zu betrachten, doch mit Andeutungen eines ehemaligen Hermaphroditismus. Beispiel: *Wedlia bipartita* aus dem Thunfisch. Bei Infusorien sind dieser Stufe die Peritrichen zuzuzählen.

V. Stufe. Typische Männchen und Weibchen, ohne jede Spur der Zwittrigkeit, vorhanden. Beispiel: *Bilharzia haematobia.* Unter Infusorien fehlen entsprechende Formen.

Es ist interessant zu notieren, daß manche getrenntgeschlechtliche Trematoden (*Nematobothrium, Collyriclum, Wedlia, Bilharzia*), sowie der gonochoristische Cestode *Dioicocestus* stets paarweise — Männchen mit dem Weibchen vereinigt — gefunden werden. Betreffs *Collyriclum faba* vermutet man, daß dieses paarige Vorkommen durch die Herausdifferenzierung zweier Keimballen in einem Embryo bedingt ist. Desgleichen hält man für wahrscheinlich, daß bei *Dioicocestus* Männchen und Weibchen durch eine Bildung von zwei

Scoleces aus einer Finne entstehen. Somit werden die beiden Geschlechter in den angeführten Fällen aus einem einzigen Embryo herausdifferenziert. Wenn wir jetzt *O. janus* betrachten wollen, so sehen wir, daß hier auch die progame Teilung eines neutralen Individuums zwei im geschlechtlichen Verhältnis ungleichwertige Tiere liefert. Dasselbe scheint nach den Angaben von Enriques für *Opercularia* zu gelten, obwohl Popoff die Richtigkeit der Beobachtung von Enriques leugnet.

Manche Parallele mit den Verhältnissen von *O. janus* und anderen Infusorien entdeckt man auch bei einer zweiten Metazoengruppe, den Cirripedia, obwohl hier die Organisationsveränderung in entgegengesetzter Richtung, d. h. vom Gonochorismus zum Hermaphroditismus vor sich geht. Daß es dabei doch ein solches Zusammenfallen gibt, soll uns nicht staunen lassen. Zwei Leute, von welchen der eine die Treppe hinauf-, der andere hinabsteigt, treffen sich wohl zusammen auf einer ihrer Stufen.

1. Stufe. Die Tiere sind getrenntgeschlechtlich. Beide Geschlechter ähnlich entwickelt, nur sind die Männchen bedeutend kleiner. Beispiel: *Scalpellum villosum.*

2. Stufe. Die Tiere sind getrenntgeschlechtlich. Das Weibchen ist von normaler Größe. Das Männchen erscheint stark reduziert und wird zu einem Zwergmännchen. Beispiel: *Scalpellum vulgare.* Auf derselben Stufe befinden sich die Peritricha.

3. Stufe. Eine Hälfte der Tiere sind Hermaphroditen (aus Weibchen entstanden); die andere Hälfte besteht aus Zwergmännchen, welche hier unter dem Namen von „Komplementärmännchen" bekannt sind. Beispiel: *Ibla quadrivalvis.* Dieser Stufe scheint mir unter den Infusorien *O. janus* zuzustreben. Vollkommene Parallele wird in dem Falle erreicht werden, wenn die Microconjuganten bei ihrer weiteren Differenzierung nach vollendeter Conjugation zugrunde gehen werden.

4. Stufe. Die Tiere sind Zwitter (aus Weibchen entstanden). Keine Andeutung von komplementären Männchen. Der zwittrige Zustand ist für die meisten Infusorien charakteristisch.

	Trematodes.	Infusoria.	Cirripedia.
I.	*Fasciola hepatica*	*Didinium*	4. *Lepas*
II.	*Collyriclum*	*Chilodon*	
III.	*Nematobothrium*	*O. janus*	3. *Ibla quadrivalvis*
IV.	*Wedlia*	*Peritricha*	2. *Scalpellum vulgare*
V.	*Bilharzia*		1. *Scalpellum villosum.*

Die Beispiele von verschiedenen Trematoden und Cirripedien sind von mir dem großen Handbuch Meisenheimer's entnommen.

Alles in allem beobachtet man in verschiedenen Gruppen von Infusorien die Tendenz zum Übergang in einen getrenntgeschlechtlichen Zustand. Der allererste Anstoß zu geschlechtlicher Differenzierung scheint von der immer sich steigernden Inäqualität der progamen Teilung herzurühren. In solcher Weise werden zwei Sorten von Präconjuganten erzeugt, obwohl an und für sich genommen diese Einteilung der Präconjuganten in zwei Kategorien, die sich durch ihre Größe unterscheiden, noch keinen Eintritt der Getrenntgeschlechtlichkeit anmeldet (wie es an *Paramaecium putrinum*, *Stentor* und *Cycloposthium* zu sehen ist). Doch einige weitere Schritte in der Richtung einer zunehmenden Inäqualität der progamen Teilung führen nicht bloß eine morphologische, sondern auch physiologische Differenzierung der Conjuganten in 2 Sorten mit sich (*O. janus*). Wie aus den Verhältnissen bei *Stentor*, *P. putrinum* u. a. zu ersehen ist, schreiten die morphologischen Veränderungen der Präconjuganten immer den physiologischen voran.

§ 60. Der Lebenscyclus der Infusorien als regelmäßiger Generationswechsel betrachtet.

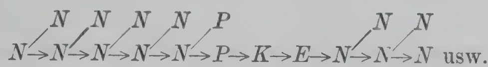
Gewöhnlich wird die Fortpflanzung der Infusorien so angesehen, daß nach einer mehr oder minder langen Reihe von ungeschlechtlichen Vermehrungsakten (d. h. Teilungen) die Tiere der letzten ungeschlechtlichen Generation die Conjugation antreten, nach Abschluß der letzteren ihren Kernapparat rekonstruieren und auseinander gehen, indem sie wieder für eine gewisse Zeit die Potenz zur ungeschlechtlichen Vermehrung bekommen. Somit scheint nach dieser Ansicht die Conjugation nur eine gewisse Umdifferenzierung in eines der Glieder einer langen Kette von ungeschlechtlichen Generationen mit sich zu bringen. Neutrales Tier, Präconjugant und Exconjugant sind nach dieser Auffassung ein und dieselbe Person, welche nur für eine gewisse Zeit ihre ungeschlechtliche Vermehrung aufgibt, um ihren Kernapparat zu rekonstruieren. Mir scheint, als ob der Lebenscyclus der Ciliata einer anderen Deutung bedarf, wobei der Conjugationsprozeß eine ihm richtig zukommende wichtige Bedeutung erhält.

Eine lange Reihe von gewöhnlichen Teilungen hat eine ebenso lange Kette von ungeschlechtlichen Generationen zur Folge — es sind die neutralen Tiere (*N*). Vor dem Eintritt der Conjugation

liefert eine besondere (progame) Teilung auch eine besondere Generation von Präconjuganten (*P*), welche dann zu Conjuganten (*K*) werden. Es ist die geschlechtliche Generation. Während des Geschlechtsprozesses büßt der Conjugant vor allem den ganzen somatischen Teil seines Kernapparats, d. h. den Ma, welcher nach der von vielen angenommenen Meinung als Äquivalent sämtlicher somatischer Kerne des Metazoenkörpers zu schätzen ist. Der generative Nucleus oder Mi weist nun in seiner mehrmaligen Teilung Prozesse auf, welche den Reifungserscheinungen eines Metazoeneies homolog sind. Ein wichtiger Unterschied liegt aber darin, daß bei Infusorien das Äquivalent eines der Richtungskörper zu einem männlichen Kern sich verwandelt. So entstehen in jedem Conjuganten 2 Geschlechtskerne, welche den gesamten lebendig gebliebenen Teil des Kernapparats darstellen. *Cycloposthium* und Ophryoscolecidae beweisen ferner, daß während des Kernaustausches der männlichen Pronuclei jeder Conjugant, wenn auch nur für eine kurze Zeit, sich in zwei Zellen spaltet. Der männliche „Kern", wie man ihn gewöhnlich nennt, wird hier zu einem echten räumlich und funktionell selbständigen Spermium umgebildet.

Es fragt sich nun, und das ist ein wichtiges Moment, welchen morphologischen Wert man dem vom Spermium verlassenen Conjuganten beilegen muß. Es ist eine Zelle, die ihr ganzes somatisches Chromatin verloren hat und nach mehreren Reifungsteilungen einen haploiden Kern besitzt. Die einzig mögliche richtige Bezeichnung, welche für ein derartiges Gebilde paßt, ist die der „Eizelle". Indem er den äußeren Habitus eines ganzen Organismus, d. h. eines gewöhnlichen Infusors aufweist, stellt der Conjugant eigentlich in diesem Moment eine Geschlechtszelle, und zwar ein Ei vor. Sobald wir diese richtige Deutung annehmen, wird uns der ganze Conjugationsprozeß in neuem Licht erscheinen. Der Conjugant ist ein hermaphroditisches Individuum; er läßt auf seine Kosten zwei Geschlechtszellen verschiedenen Geschlechts entstehen; dabei geht der Conjugant als Individuum verloren, ebenso wie bei der ungeschlechtlichen Vermehrung das Tier, wenn es sich teilt, seine Individualität verliert. Der Körper des Conjuganten mit dem darin haftenden weiblichen Pronucleus wird zu einer Eizelle. Von dem Moment an, wann der fremde Wanderkern in den Conjuganten eintritt, ist der letzte einem befruchteten Ei gleichzusetzen. Somit ist auch ein Exconjugant (*E*) im Syncaryonstadium als eine Zygote der übrigen Protozoa oder als ein befruchtetes Metazoenei zu schätzen. Die

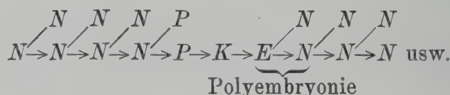
Rekonstruktionsperiode des Kernapparats stellt die Entwicklung einer befruchteten Eizelle zu einem erwachsenen neutralen Tier (*N*) dar, welches wieder sowohl einen somatischen wie einen generativen Kern besitzt. Graphisch kann man den Lebenscyclus der Infusorien in folgender Weise darstellen:



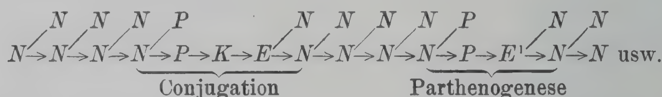
Solcher Cyclus ist als ein typischer Generationswechsel zahlreicher ungeschlechtlicher Generationen (*N*) mit einer geschlechtlichen (*P*—*K*), welche wieder eine ungeschlechtliche Generation (*E*—*N*) aber auf geschlechtlichem Wege liefert. In diesem einfachsten Falle ist die geschlechtliche Vermehrung der Infusorien nur deshalb von einer tatsächlichen Steigerung der Zahl der Tiere nicht begleitet, weil jedes Geschlechtstier (*K*) nur ein einziges Ei (*E*) produziert, selbst aber zugrunde geht.

Wenden wir uns jetzt zu solchen Infusorien, bei welchen das Syncaryon im Exconjuganten durch seine Teilung mehrere (z. B. zwei, wie bei *Colpidium colpoda*) Kernassortimente liefert. In solchen Fällen teilt sich, wie bekannt, der Exconjugant anfangs in so viele Tochtertiere, wie er Plazenten besitzt, um erst später zu gewöhnlichen Teilungen anzutreten. Zu diesen Fällen kann man die von Schweyer (1923) gegebene Erklärung anwenden, d. h. daß der Teilungsprozeß des Exconjuganten, welcher von keiner Kernteilung begleitet ist, der Polyembryonie der Metazoeneier entspricht. Schweyer in einer vorläufigen Mitteilung, in welcher er die Protozoen als „Keimzellenorganismen“ auffaßt, deren Amphigonie als äquipotentielle Syncaryonfurchung resp. Zygotenfurchung mit darauffolgender Polyembryonie anspricht: „solange weder eine ‚Keimbahn‘, noch eine Differenzierung der Blastomeren bei Metazoen stattgehabt, sind sämtliche Blastomeren äquipotente Gebilde mit dem Ei und können, infolgedessen, zu einer Polyembryonie führen. Dasselbe liegt auch bei Protozoen vor: solange im Bereich morphologisch einer Zelle — keine Trennung der Keimkernkomponente aus dem Syncaryon stattgefunden hat (d. h. der idiochromatischen von der somatischen Kernkomponente), haben wir es mit der Zygote von äquipotenten Zellgebilden zu tun; eine Keimbahn eines jeden dieser Syncarya führt zur Polyembryonie. Wenn, wie z. B. bei *Paramaecium*, aus einem Syncaryon 4 Syncarya resultieren und jedes derselben bei dem nächsten Teilungsschritt je einen Ma und Mi liefert, so ist es klar, daß hier eine Art von Polyembryonie das Endresultat sein muß.“

Das befruchtete Ei (= Exconjugant) anstatt ein einziges neutrales Individuum zu bilden, liefert vermittels eines Prozesses, welcher an Furchung erinnert, deren mehrere. Der Lebenscyclus wird durch eine hineingefügte Vermehrung der Eizelle mehr kompliziert.



Endlich bei solchen Formen, wie *Paramaecium*, wird in den Lebenscyclus (unter Laboratoriumkultur-Bedingungen) noch Parthenogenese einbezogen. Diese letztere fasse ich als ein Resultat der Hemmung von Conjugation auf. Ich bin vollkommen sicher, daß jeder Parthenogenese eine progame Teilung vorangeht, so daß jedes parthenogenetische Exemplar einen Präconjuganten (*P*) darstellt, welcher nur zu conjugieren verhindert war und sich nach der Art eines parthenogenetischen Eies (E^1) entwickelt.



Natürlich will ich nicht mit dem eben angeführten Schema sagen, daß bei *Paramaecium* die Parthenogenese regelmäßig mit der Conjugation alterniert, weil, wie gesagt, das Auftreten der Parthenogenese vielleicht hauptsächlich den Kulturbedingungen im Laboratorium zuzuschreiben ist.

Also, nach unserer Vorstellung, muß man die Conjuganten als eine besondere Generation im Lebenscyclus der Infusorien ansehen, denn jeder Conjugant, ehe es zur Bildung der neutralen Tiere kommt, liefert eine Eizelle, geht aber selbst zugrunde. Nur diese Eizelle geht dann zur Bildung der ersten metagamen Generation über. Daß es sich hier wirklich um ein Eizellenstadium handelt, ist besonders gut an *Cycloposthium* zu sehen, wo das männliche Element ein typisches Spermium darstellt. Denn da wo es ein Spermium gibt, muß auch das Ei vorhanden sein. Wir haben nun gezeigt, wo dieses Eizellenstadium während der Conjugation zu finden ist.

Tafelerklärung.

Buchstabenverzeichnis (für Textfiguren ebenso wie für die Figuren auf den Tafeln).

Adiv = der vordere in den Zapfenfortsatz hineinragende Endoplasmadivertikel.
Al = äußere Lippe der Membranellenzone.
An = After.
Ar = Analröhre.
Ast = faserige Afterstützen bei *Isotricha ruminantium*.
Az = adorale Membranellenzone.
C = caudale Membranellenbündel.
D = Diaphragma.
Dz = dorsale Membranellenzone.
Ek = Endknopf des *Ma* bei vorderen Präconjuganten von *Cycloposthium*.
F = halbmondförmiger Fortsatz am Hinterende von *Cycloposthium*.
Gk = Geschlechtskern.
Gsp = Geschlechtskernspindel, welche später die beiden Pronuclei liefert.
Hl = hintere Lippe der Membranellenzone.
Il = innere Lippe der Membranellenzone.
Kf = Conjugationsfortsatz.
Ma = Macronucleus.
Maf = der axiale Faden des Macronucleus.
Mar = Macronucleusrest.
MD = Muskeldiaphragma.
Mi, Mi^1, Mi^2 = Micronucleus.
My = Myoneme.
Na = Nahrung.
Ph = Pharynx.
Phm = Pharynxmyoneme.
Phst = Pharynxstützen bei *Isotricha*.
R = Analröhre.
Rv = Myoneme, welche den adoralen Wimperapparat retrahieren.
S = Verbindungsstück zwischen zwei Tochterkernen.
Sk, Sk^1, Sk^2 = Skelettplatten.
Ska = Skelettanlage.
Skfl = Skelettflügel bei *Opisthotrichum janus*.
Sp = Spindelrest.
Sph = Sphinkter des Vestibulums.
Ss = seitliche Längsfurche der Cuticula.
Sy = Syncaryon.
Tk = Teilungsfurche.
V, V^1, V^2 = Vacuole.
Ve = Vestibulum.
Vl = vordere Lippe der Membranellenzone.
Vs = Verbindungsstrang.
x = Micronucleusrest.
Z = Zapfenfortsatz.
♂ = männlicher Kern resp. Spermium.
♀ = weiblicher Kern.

Tafel 12.

Alle Figuren betreffen *Opisthotrichum janus*. Sämtliche Figuren sind mit Abbe'schem Zeichenapparat bei Oc. 4 und hom. Immers. 2 mm gezeichnet und bei der Anfertigung der Tafel um ein Viertel verkleinert worden.

Fig. 1. Neutrales Tier; von der rechten Seite und etwas vom Rücken gesehen. Skelettkragen wie auch auf den meisten übrigen Abbildungen (Fig. 4 ausgeschlossen) nur im optischen Schnitt dargestellt. Adorale Zone der Membranellen eingezogen. *Mi* über dem *Ma* liegend. Am hinteren Ende die enge Cuticulareinsenkung zu sehen. Dorsale Membranellenzone von der vorderen und hinteren Lippe verdeckt.

Fig. 2. Anfangsstadium einer gewöhnlichen Teilung; von der linken Seite. In der hinteren Hälfte des Tieres bereits eine neue adorale Zone mit dem Pharynx und neue dorsale Zone angelegt. Erste Andeutungen der Skelettanlage im hinteren Tochtertier.

Fig. 3. Weiteres Stadium einer gewöhnlichen Teilung; von der linken Seite gesehen. Hintere Skelettanlage bereits deutlich entwickelt. Die pharyngeale Myoneme des hinteren Tochtertieres gut sichtbar.

Fig. 4. Spätes Stadium einer gewöhnlichen Teilung; von der rechten Seite gesehen. *Mi* weit auseinandergerückt, *Ma* von faseriger Struktur. Die sog. Skelettflügel eingezeichnet.

Fig. 5. Progame Teilung auf dem der Fig. 3 entsprechenden Stadium; von der linken Seite und etwas vom Rücken gesehen. *Mi* angeschwollen. Neue adorale und dorsale Zone bereits angelegt, aber klein.

Fig. 6. Spätes Stadium einer progamen Teilung; von links gesehen. *Mi* und *Ma* vollkommen getrennt; beide Tochtertiere nur durch eine dünne Plasmabrücke vereinigt. Hinteres Tier skelettlos.

Fig. 7. Hinterer Präconjugant; von linker Seite gesehen. Pharynx ohne Diaphragma, *Ma* länglich und an beiden Enden abgerundet, nur eine kontraktile Vakuole, Schwanzstachel lang und dünn.

Fig. 8. Vorderer Präconjugant; von linker Seite gesehen. *Ma* zitronenähnlich, Endstachel kurz und dick.

Fig. 9. Hinterer Präconjugant im „überreifen“ Zustand; von rechts gesehen. Der *Mi* vollkommen in zwei spindelförmige *Mi* geteilt. Im vorderen Körperdrittel links sieht man eine Bildung, die vielleicht das „Motorium“ des Neuromotorapparats darstellt.

Tafel 13.

Sämtliche Figuren sind von *Opisthotrichum janus.* Vergrößerung und optische Mittel wie in der Tafel 12.

Fig. 10. Frühes Conjugationsstadium. In dem Microconjuganten ist der *Mi* zu einer tonnenförmigen Spindel, in dem Macroconjuganten bereits zu einer hantelförmigen Figur umgestaltet. Der Macroconjugant ist mit der rechten und teilweise mit dorsaler, der Microconjugant mit der linken und teilweise mit ventraler Seite dem Beschauer zugewandt.

Fig. 11. Conjugationsstadium mit je zwei *Mi*, welche noch vollkommen gleiches Aussehen haben. Am vorderen Ende der Conjuganten sieht man, daß zwischen ihnen ein freier Raum bleibt.

Fig. 12. Ein Pärchen, in welchem der eine von den *Mi* zugrunde geht (x), wogegen der andere in eine lange Spindel sich auszieht, um an deren Enden die beiden Pronuclei zu liefern. Im Macroconjuganten ist die Teilung des *Mi* etwas weiter vorgeschritten, wobei die Mitte des langen Verbindungsfadens zwischen beiden Tochterkernen etwas aufgetrieben ist. Das enge Aneinanderschmiegen beider Partner ist als individuelle Besonderheit dieses Pärchens, nicht aber als Regel aufzufassen.

Fig. 13. Spätes Conjugationsstadium. Im Macroconjuganten jede Spur vom alten *Ma* verschwunden; das im Entoplasma vorhandene Syncaryon hat eine Spindel gebildet, welche von einer Strahlung umgeben ist. Im Microconjuganten sind die beiden spindelförmigen Geschlechtskerne noch nicht zum Syncaryon vereinigt; der alte *Ma* nur teilweise zerfallen.

Fig. 14. Homogames Pärchen aus zwei Macroconjuganten. In jedem Partner zwei *Mi*, von denen einer (x) zugrunde geht, während der andere, in den Conjugationsfortsatz des Entoplasmas gerückt, zur Bildung der Pronuclei sich anschickt.

Fig. 15. Homogames Pärchen aus zwei Macroconjuganten, bei welchen die Migration des männlichen Kernes bereits vollzogen ist. In jedem Tier zwei vor ihrer Copulation abgerundete Geschlechtskerne. Im linken Conjuganten ist der Beginn im rechten das Ende des Macronucleuszerfalls zu sehen.

Fig. 16. Anomales Pärchen. Im rechten Partner sind die Kernverhältnisse normal, wobei sein männlicher Kern in den Zwischenraum zwischen beiden Conjuganten sich befindet. Im linken Partner hat sich der erste Richtungskörper anstatt zugrunde zu gehen in zwei Kerne (*Mi*) geteilt. Der andere *Mi* hat eine Spindel gebildet, welche die beiden Geschlechtskerne liefern soll.

Tafel 14.

Sämtliche Figuren sind von *O. janus*. Vergrößerung und optische Mittel wie in der Tafel 12.

Fig. 17. Anomales Pärchen. Beide Geschlechtskerne des Microconjuganten in seinen Partner, welcher demnach vier Pronuclei besitzt, übergewandert. Der ganze Kernapparat des Microconjuganten besteht nur aus dem alten *Ma*.

Fig. 18. Macroexconjugant mit einem Syncaryon; von rechts und etwas von dorsaler Seite gesehen. Am Skelett auch die den hinteren Teil des Schlundes umfassende Skelettflügel zu sehen. Eine einzige Vakuole vorhanden.

Fig. 19. Macroexconjugant, von links gesehen. *Mi* und Macronucleusanlage, beide kugelförmig und noch durch einen dünnen Verbindungsstrang vereinigt, Die Schwanzstachel bereits etwas verlängert, doch die Vakuole noch immer in der Einzahl. Rechts schimmert durch den Körper die dorsale Membranellenzone hindurch.

Fig. 20. Macroexconjugant mit bereits aneinandergelagerten *Mi*- und *Ma*-Anlagen. Die zweite Vakuole kommt zum Vorschein, die Schwanzstachel ist noch mehr als auf der Fig. 18 verlängert.

Fig. 21. Anomaler Macroexconjugant mit doppeltem Kernassortiment. Die beiden *Mi* viel intensiver gefärbt; einer der *Ma* bedeutend kleiner als der andere.

Fig. 22. Microexconjugant. Frühes Stadium mit zwei noch nicht zusammengeschmolzenen Geschlechtskernen. Im Plasma kleine körnerartige Reste des alten *Ma* vorhanden. Unten links die dorsale Membranellenzone und die einzige Vakuole.

Fig. 23. Microexconjugant, von der linken und etwas von dorsaler Seite gesehen. Die Syncaryonspindel ist noch deutlich aus zwei Hälften, der männlichen und der weiblichen, zusammengesetzt.

Fig. 24. Microexconjugant. Spätes Stadium der Syncaryonteilung. Heteropolare Spindel mit *Mi*- und *Ma*-Anschwellungen an deren Enden.

Fig. 25. Microexconjugant mit neuem *Mi*, neuer Macronucleusanlage und einem kugeligen Rest des alten *Ma*.

Fig. 26. Microexconjugant. Adorale Membranellenzone in das Vestibulum eingezogen; der Eingang zum Vestibulum ist von einem Sphinkter umgeben. Pharynxmyoneme noch einen schlaff hinabhängenden Kegel bildend.

Fig. 27. Microexconjugant beim Anfang der Skelettrekonstruktion. An der Oberfläche der vorderen Körperhälfte sieht man zahlreiche reihenweise angeordnete Punkte — erste Andeutung der Skelettwaben.

Fig. 28. Microexconjugant auf einem späteren Stadium der Skelettrekonstruktion. Die kragenartig den Vorderkörper umgebende Skelettplatte bereits ausgebildet, aber noch sehr dünn. Links bei Ska^1 die Anlage der Skelettflügel.

Tafel 15.

Sämtliche Figuren sind von *Cycloposthium bipalmatum*.
Mit Abbe'schem Zeichenapparat bei Ocul. 4, Apochrom. Immers. 2 mm abgebildet.

Fig. 29. Neutrales Tier am Beginn der Teilung, von rechts gesehen. Rechts in der Mitte ist unter der Cuticula die Bildung des Teilungskanals begonnen. Das Tier hat 7 Vakuolen. Die Pharynxmyoneme reichen fast bis zu dem hinteren Körperende. Links unter der Cuticula die wabige Skelettplatte. Die adoralen Membranellen teils aus dem Vestibulum hervorgestreckt. Der Eingang zum Vestibulum von einem mächtigen Sphinkter umfaßt. Am Hinterende des Körpers der halbmondförmige Fortsatz.

Fig. 30. Spätes Stadium einer gewöhnlichen Teilung, von links gesehen. Beim vorderen Tier bereits die Anlage des halbmondförmigen Fortsatzes (hinten rechts) und der Analröhre (hinten links) gebildet. Die *Mi* winzig klein. Die Analröhre des hinteren Tieres von deutlichen Musculi compressores umfaßt.

Fig. 31. Spätes Stadium einer progamen Teilung. Die angeschwollenen *Mi* auf einer Seite etwas geschrumpft. Der *Ma* des vorderen Sprößlings hakenförmig, der des hinteren einfach bandförmig.

Fig. 32. Vorderer Präconjugant, von rechts gesehen. Der *Ma* hakenförmig, mit charakteristischem Endknopf. Drei Vakuolen. Der halbmondförmige Fortsatz noch kaum entwickelt, buckelförmig.

Fig. 33. Hinterer Präconjugant, von linker Seite. *Ma* bandförmig, zwei Vakuolen, halbmondförmiger Fortsatz wohl entwickelt.

Fig. 34. Spätes Stadium der Conjugation. Das Spermium jedes Conjuganten ist weit in seinen Partner eingedrungen. Beim rechten Tier befindet sich der Spindelrest noch an seiner ursprünglichen Stelle, beim linken ist er nach hiuten ins Plasma abgerückt. Im linken Partner ist der Axialfaden des sich auflösenden *Ma* zu sehen.

Fig. 35. Anomales Pärchen. Links das Tier bereits in der Bildung der Geschlechtskerne begriffen; rechts sind zwei anormal große, ganz ähnlich entwickelte *Mi* vorhanden. In dem einen *Mi* scheinen die Chromosomen im Zerspaltungsstadium sich zu befinden.

Fig. 36. Anomales Pärchen. Linker Partner normal, rechter monströs, weil sein *Mi* vier Geschlechtskerne geliefert hat. Einer davon (der männliche) ist bis in das hintere Körperende des Partners gewandert. Der weibliche Kern (♀) in seiner üblichen Lage. Der Restmicronucleus anstatt resorbiert zu werden hat zwei Kerne (*Mi*) gebildet, welche die Gestalt der weiblichen Geschlechtskerne besitzen. Daneben ein fremdes Spermium (♂) auf seinem Wege zum weiblichen Pronucleus.

Fig. 37. Anomales Pärchen. Linker Partner normal, im Begriff die beiden Pronuclei zu bilden. Im rechten sind die beiden Teilungsprodukte des *Mi* in einer nochmaligen Teilung begriffen. Die untere Spindel soll die Pronuclei liefern.

Tafel 16.

Sämtliche Figuren sind von *Cycloposthium bipalmatum*. Vergrößerung und optische Mittel wie auf der vorigen Tafel.

Fig. 38. Frühes Conjugationsstadium; beide Tiere sind hintere Präconjuganten. Im linken Partner liegt noch die Längsachse des *Mi* der des *Ma* parallel; im rechten Tier verläßt der *Mi* seine ursprüngliche Lage, um sich ins Entoplasma zu begeben.

Fig. 39. Folgendes Conjugationsstadium; links ein hinterer, rechts ein vorderer Präconjugant. Der *Mi* ist in zwei Tochterkerne geteilt. Ein Rest des

Verbindungsstranges (*Sp*) im Protoplasma zu sehen (im rechten Partner etwas von den Myonemen und vom *Ma* verdeckt).

Fig. 39a. Zwei *Mi* eines weiteren Conjugationsstadiums. Der linke ist normal und liefert später die beiden Pronuclei; der rechte ist zusammengeschrumpft und geht nach und nach zugrunde, indem er zu einem Körnerklumpen (Fig. 40, 41, 43, 45—*x*) wird.

Fig. 40. Weiteres Conjugationsstadium. Von den zwei *Mi* des vorigen Stadiums schrumpft sich der eine (*x*) zu einem winzigen Körnerhaufen; der andere bildet eine heteropolare Spindel (*Gsp*), welche an ihren Polen die Pronuclei liefert. Die Pole der Spindel von einer plasmatischen Strahlung umgeben.

Fig. 41. Folgendes Conjugationsstadium; links ein vorderer Präconjugant, rechts ein hinterer. Weitere Stufe der Ausbildung der Pronuclei. Der männliche Kern ist mit seiner vorderen Spitze an die Wandung des Vestibulum angelangt.

Fig. 42. Späteres Conjugationsstadium; zwei vordere Präconjuganten. Weibliche Kerne, vom Verbindungsfaden (*Sp*) losgerissen, frei im Plasma liegend. Männliche Kerne, d. h. Spermien befinden sich im freien von den adoralen Membranellen beider Partner umsäumten Raum zwischen beiden Conjuganten.

Fig. 43. Etwas späteres Conjugationsstadium. Die Spermien passieren bei beiden Conjuganten den engen Anfangsteil des Pharynx. Weibliche Kerne liegen, von einer Strahlung umgeben, ruhig im Plasma.

Fig. 44. Noch späteres Conjugationsstadium. Die Spermien bei beiden Tieren weit in den Pharynx eingedrungen, ihr schwanzartig ausgezogenes hinteres Ende aber noch aus dem Munde des Tieres steckend.

Fig. 45. Letztes Conjugationsstadium; links ein vorderer, rechts ein hinterer Präconjugant. Bei dem linken Tier ist das Spermium bis an das hintere Körperende eingedrungen, bei dem rechten bereits nach vorn umgebogen, um den weiblichen Kern aufzusuchen.

Fig. 46a—b. Zwei verschiedene Stadien der ersten Teilung des *Mi* während der Conjugation.

Tafel 17.

Sämtliche Figuren sind von *Cycloposthium bipalmatum*. Vergrößerung und optische Mittel wie auf der Tafel 15.

Fig. 47. Ein „überreifer“ hinterer Präconjugant. Der *Mi* auf einer späten Teilungsphase. Am linken Tochterkern ein winziges centriolähnliches Körnchen sichtbar.

Fig. 48. Ein „überreifer“ vorderer Präconjugant. *Mi* vollkommen in zwei Tochterkerne geteilt; rechts im Plasma liegt der von den Kernen losgelöste Verbindungsstrang (*Sp*).

Fig. 49. Ein „überreifer“ vorderer Präconjugant. *Mi* in zwei Tochterkerne geteilt, *Ma* in mehrere Stücke zerfallen. Dieses Exemplar ist wahrscheinlich als ein Anlauf zur Parthenogenese aufzufassen.

Fig. 50. Exconjugant vor der Copulation der Pronuclei. Das Spermium strebt vom hinteren Körperende dem weiblichen Kern zu. Im Protoplasma sind der alte zusammengeballte *Ma*, der Restmicronucleus (*x*) und der abgeworfene Verbindungsstrang sichtbar.

Fig. 51. Exconjugant vor der Copulation der Pronuclei. Das Spermium weit am hinteren Ende des Tieres. Der alte *Ma* im Zerfall begriffen, sein Axialfaden sehr gut sichtbar. Der weibliche Kern von einer deutlichen Strahlung umgeben.

Fig. 52. Exconjugant. Beide Kerne soeben zu einem Syncaryon vereinigt, welches von einer Strahlung umgeben ist.

Fig. 53. Exconjugant. Die beiden Pronuclei dicht beieinander liegend, aber noch nicht zusammengeschmolzen. Vom alten *Ma* nur der Axialfaden nebst zahlreichen im Plasma verteilten Tröpfchen geblieben.

Fig. 54. Exconjugant. Das Syncaryon, noch deutlich aus zwei Hälften bestehend, schickt sich zur Teilung an. Die adorale Membranellenzone nach außen ausgestülpt.

Fig. 55. Exconjugant. Das Syncaryon bildet eine heteropolare Teilungsfigur, welche später den *Ma* und den *Mi* liefert.

Fig. 56. Ein gonomerer Exconjugant. Eine zweiteilige Syncaryonspindel. Schwarze Körner im Protoplasma rühren wahrscheinlich vom zugrunde gegangenen alten *Ma* her.

Fig. 57. Zwei selbständige von den Pronuclei gebildete haploide Spindeln. Die eine ist im Begriff zwei *Mi*, die andere zwei *Ma* zu liefern.

Fig. 58. Dasselbe wie in Fig. 57, nur ein weiter vorgeschrittenes Teilungsstadium.

Fig. 59. Exconjugant mit zwei nebeneinander liegenden aber selbständigen Spindeln, deren eine vom männlichen, die andere aber vom weiblichen Pronucleus herrührt.

Fig. 60—64. Verschiedene Teilungsstadien des Syncaryons.

Tafel 18.

Sämtliche Figuren sind von *Diplodinium triloricatum*. Vergrößerung und optische Mittel wie auf der Tafel 15.

Fig. 65. Ein neutrales Tier, von der rechten Seite gesehen. Adorale Membranellenzone tief in den Körper hineingezogen, hinter ihr sieht man in Profilansicht das muskulöse Diaphragma. Rechte Skelettplatte dem Beschauer zugewandt, ventrale und dorsale nur im optischen Schnitt.

Fig. 66. Präconjugant, von der linken Seite gesehen; man merke den stark aufgetriebenen *Mi* und die einzige Vakuole. Im Plasma zahlreiche Glykogenkörner.

Fig. 67. Conjugation. Jeder Partner besitzt zwei *Mi*. Man sieht die Zapfenfortsätze beider Tiere übereinander zu greifen.

Fig. 68. Späteres Conjugationsstadium. Der eine *Mi* ist zu einem rundlichen Klumpen zusammengeballt, der andere im Begriff die Geschlechtskerne zu liefern. Im unteren Tier sind die beiden Geschlechtskerne bereits ausgebildet und vollkommen voneinander getrennt.

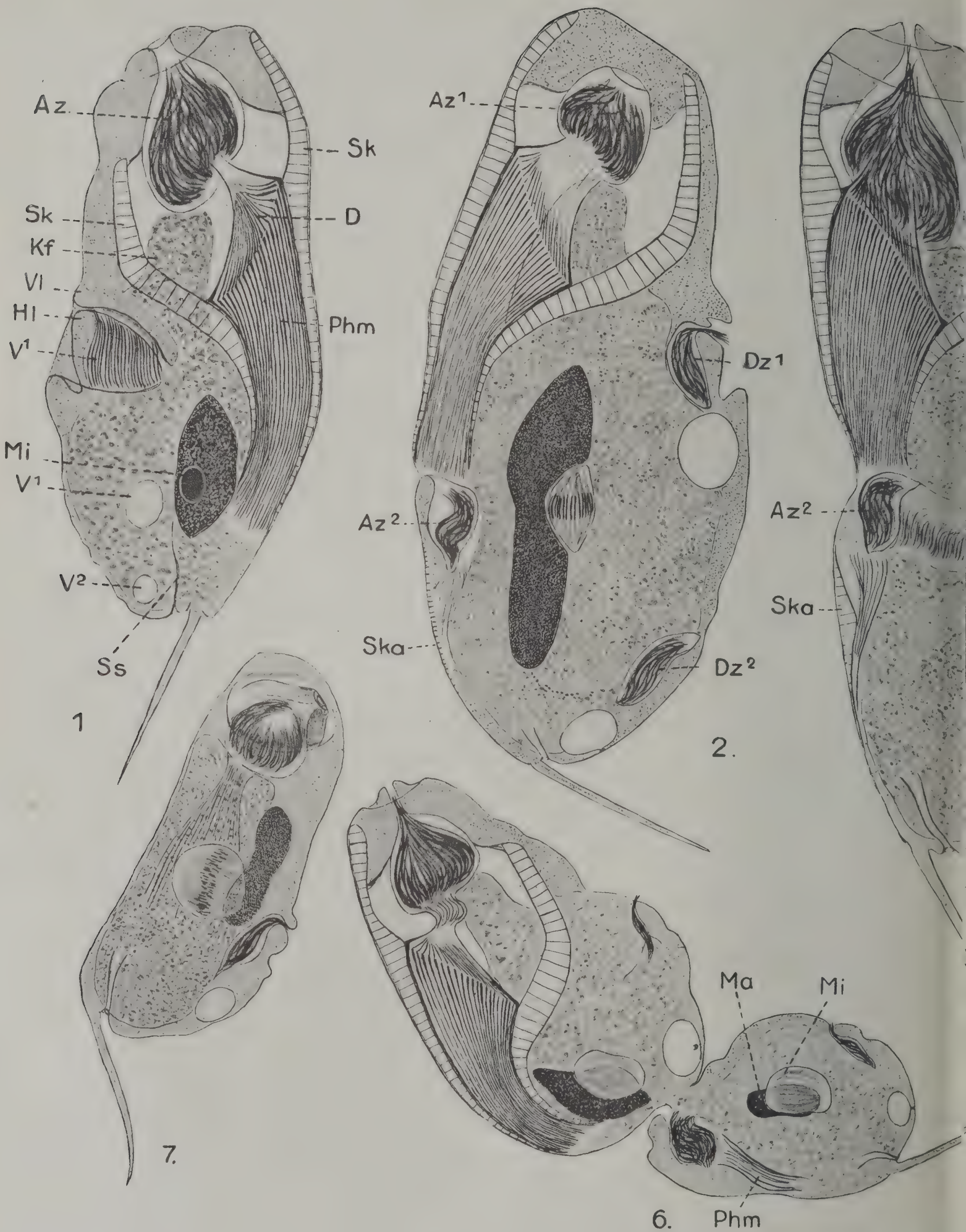
Fig. 69. Noch späteres Conjugationsstadium. *Ma* im Zerfall, weiblicher Kern ruhig im Plasma liegend, Spermien auf dem Wege von einem Partner zu dem anderen.

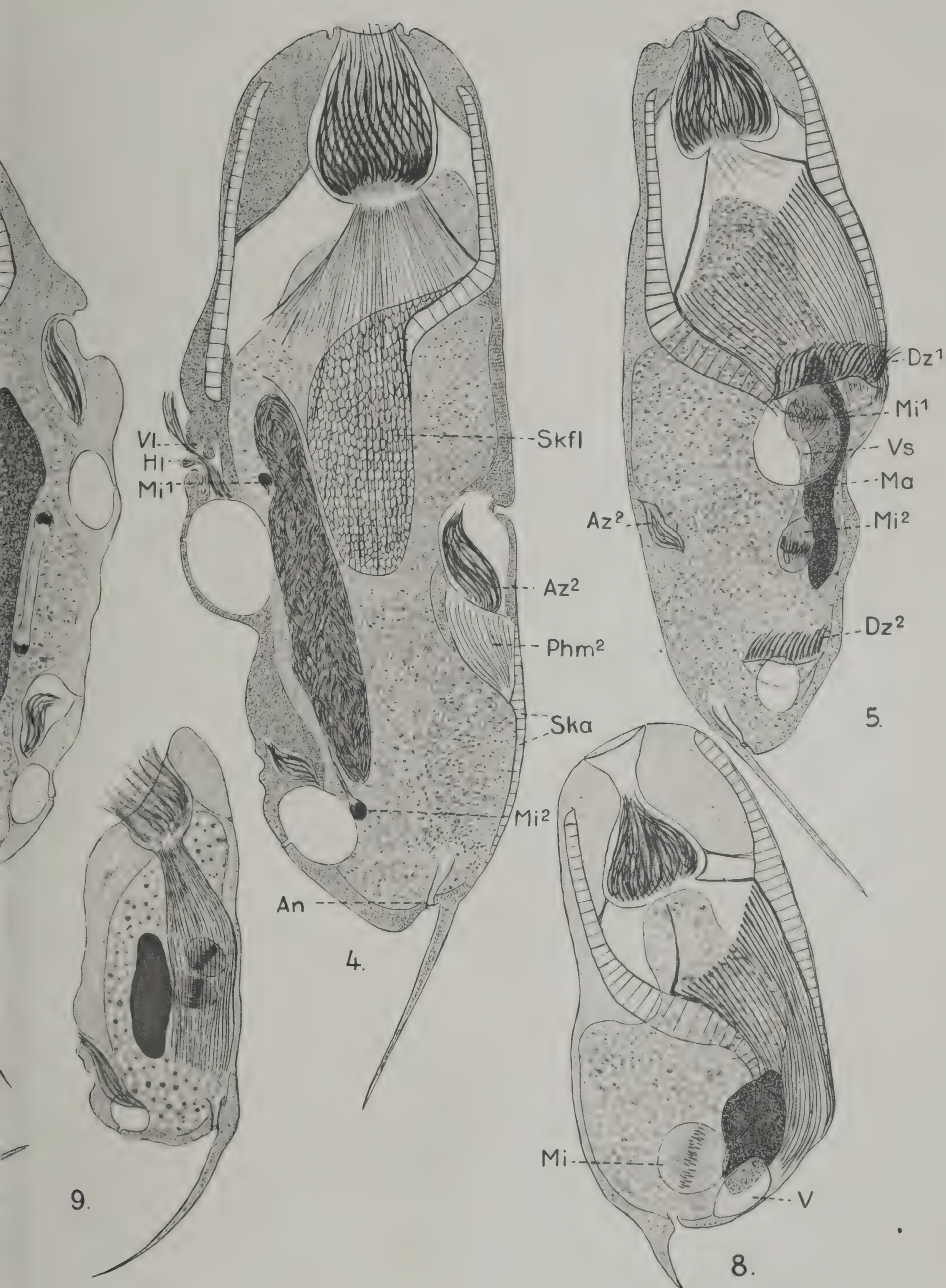
Fig. 70. Letztes Conjugationsstadium. Jeder Conjugant besitzt einen eigenen weiblichen und einen fremden männlichen Kern. Der männliche Kern hat noch die längliche Gestalt und, in unteren Conjuganten, auch einen Teil des Schwanzanhangs des Spermiums behalten.

Fig. 71. Exconjugant mit zwei abgerundeten Pronuclei.

Fig. 72. Exconjugant mit dem Syncaryon, an welchem seine Zusammensetzung aus zwei Geschlechtskernen noch gut sichtbar ist. Das Syncaryon ist von einer Plasmastrahlung umgeben.

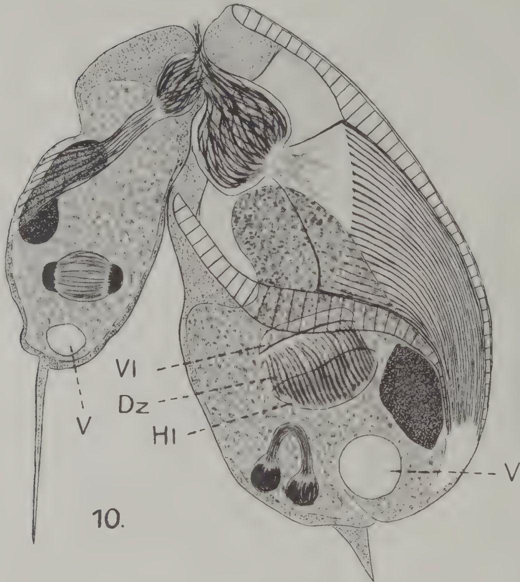
Fig. 73—76. Verschiedene Teilungsstadien des Syncaryons.

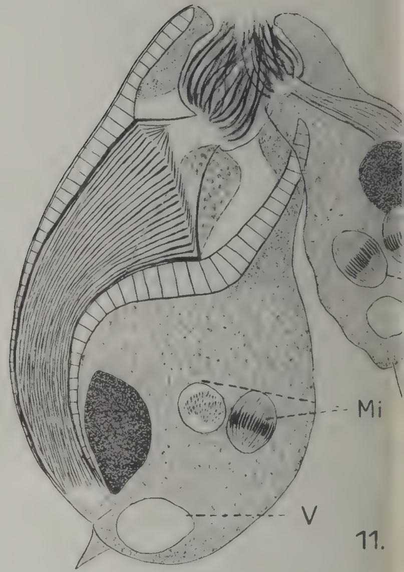

Az
Sk
Sk
D
Kf
Vl
Hl
Phm
V1
Mi
V1
V2
Ss
1
Az1
Dz1
Az2
Ska
Dz2
2.
Az2
Ska
7.
Ma
Mi
6.
Phm

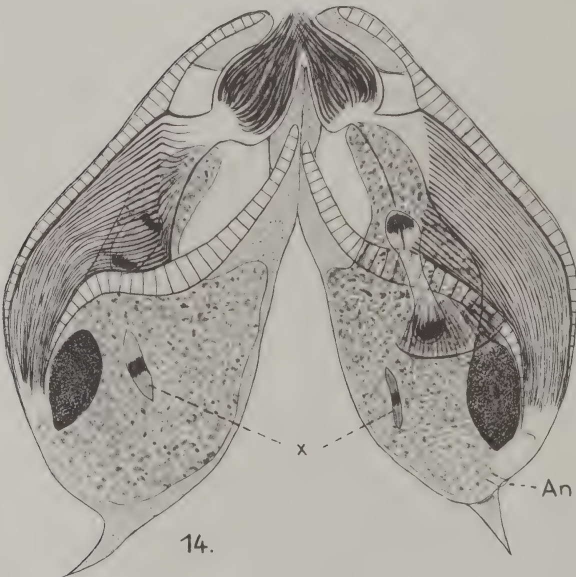


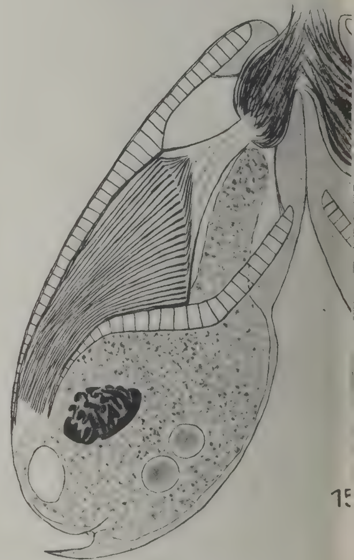
;cher in Jena.

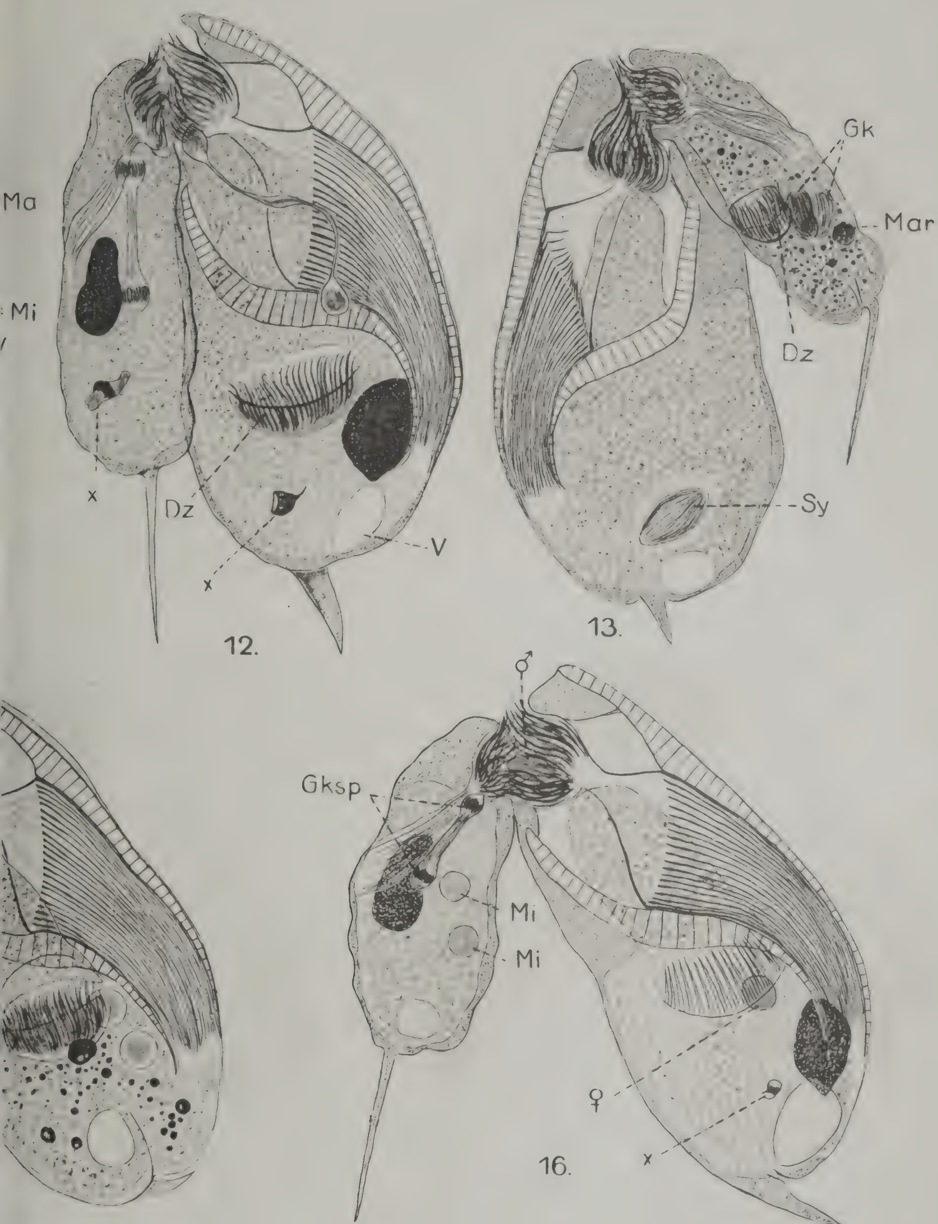
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

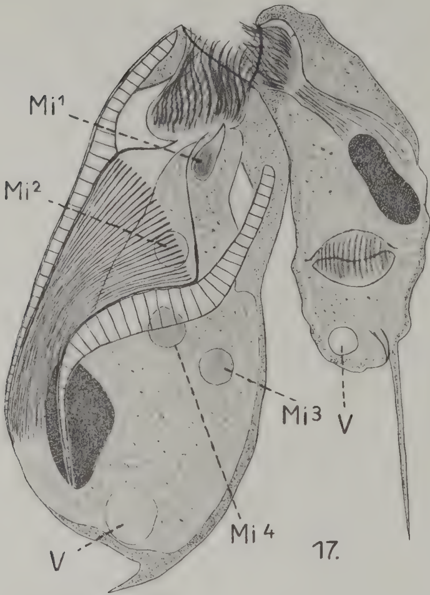

Vl
Dz
Hl
V
V
10.


Mi
V
11.

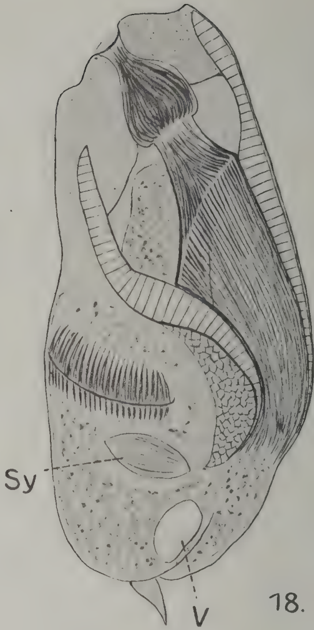

x
An
14.



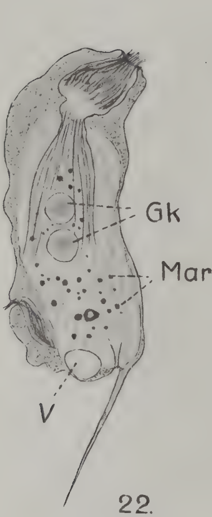

Ma
Mi
x
Dz
x
V
12.
Gk
Mar
Dz
Sy
13.
♂
Gksp
Mi
Mi
♀
x
16.



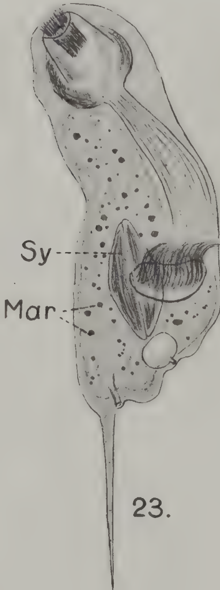
17.



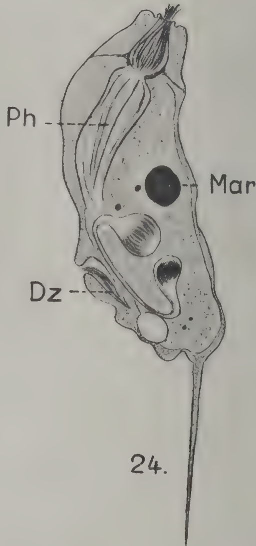
18.



22.

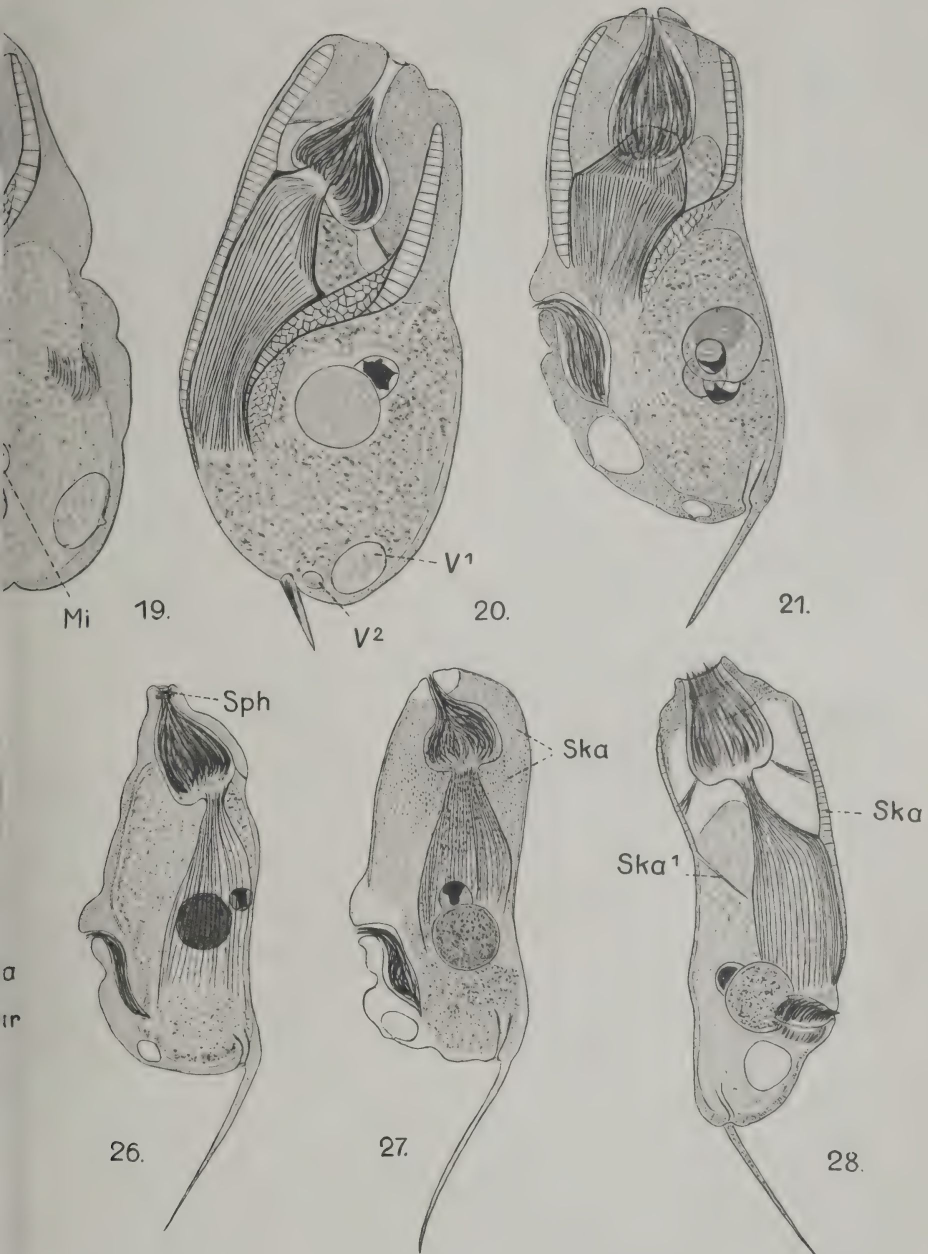


23.



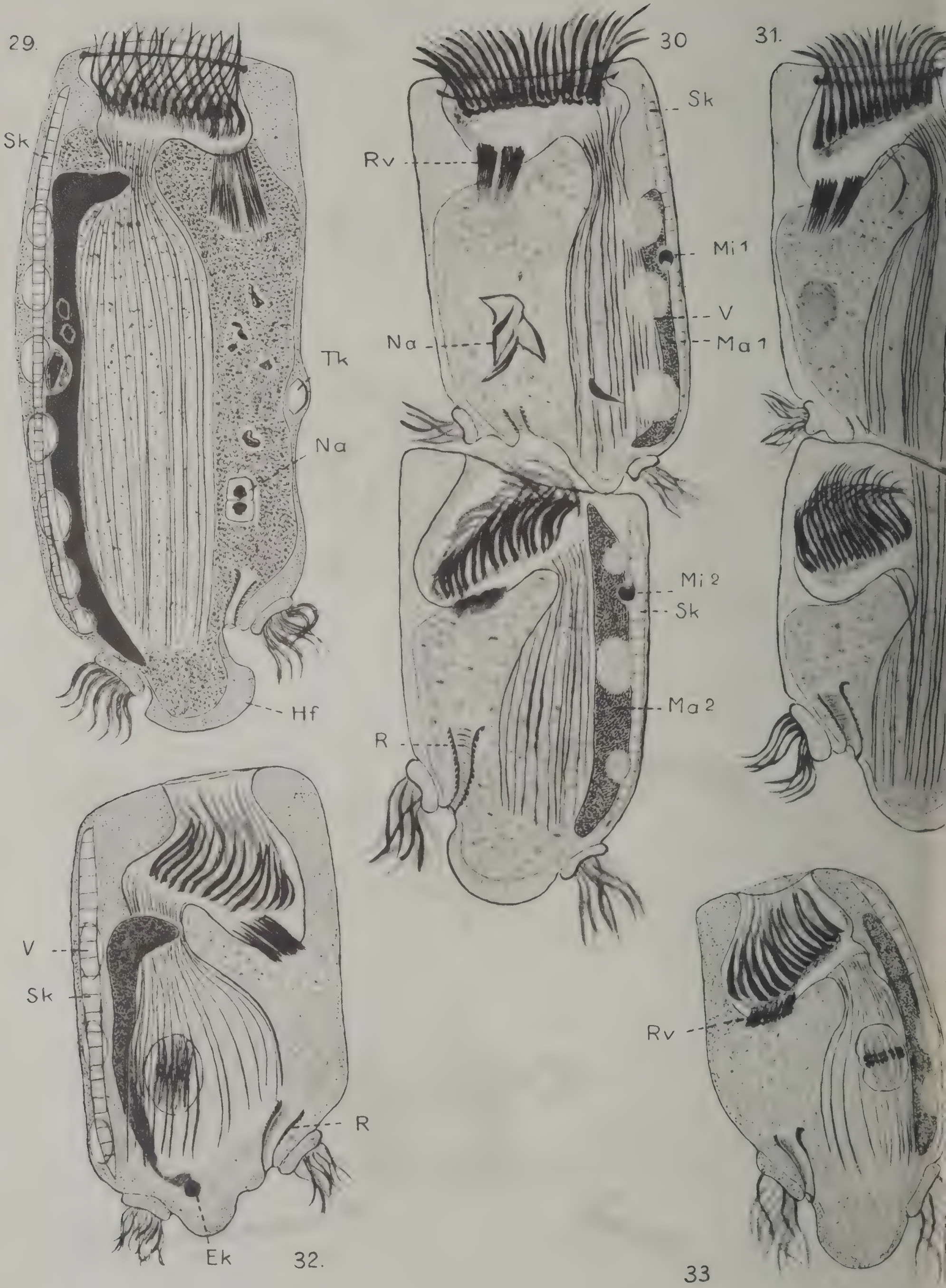
24.

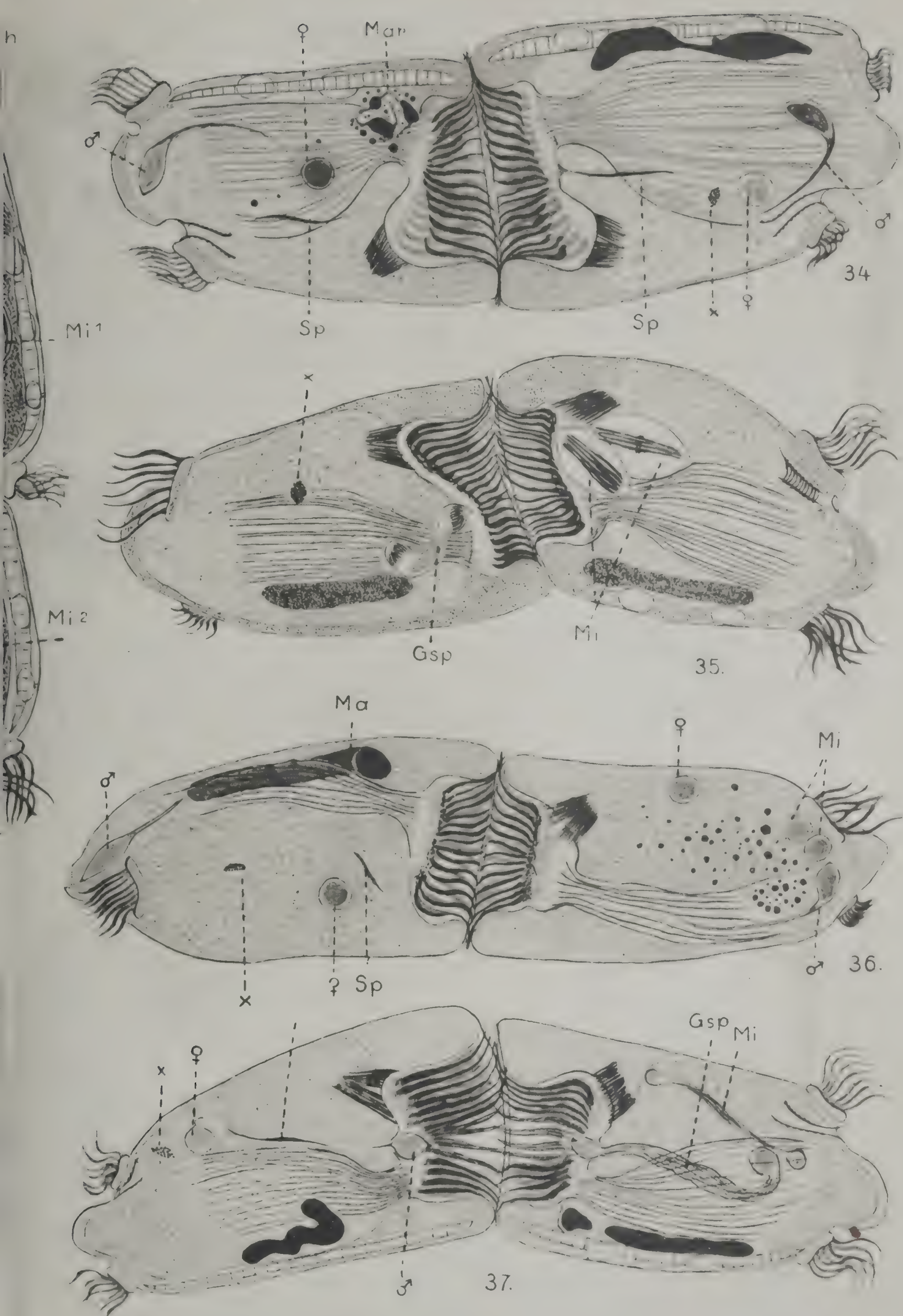




ischer in Jena.

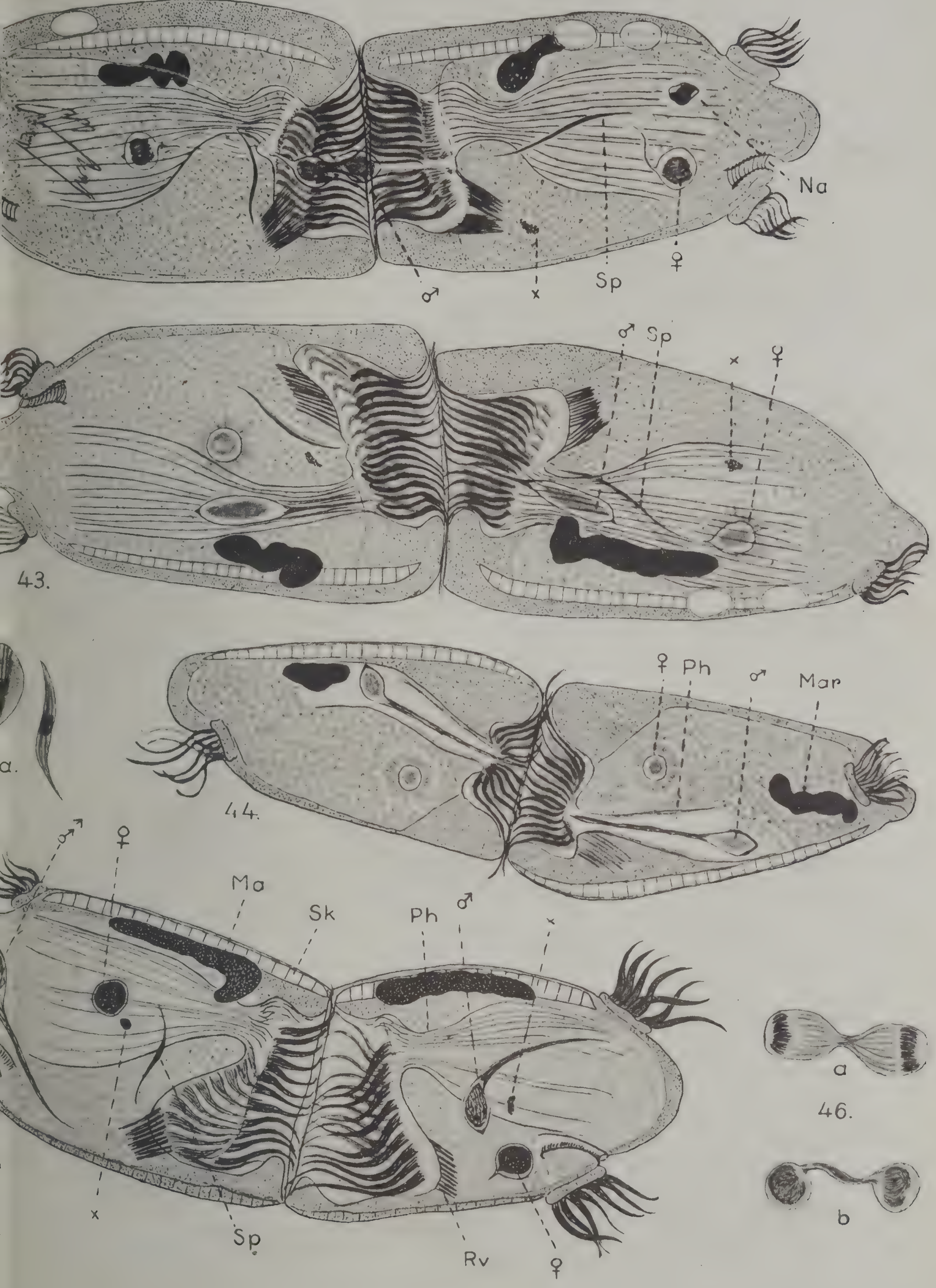
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.


29.
Sk
Tk
Na
Hf
30
Sk
Rv
Mi 1
V
Na
Ma 1
Mi 2
Sk
Ma 2
R
31.
V
Sk
R
Ek
32.
Rv
33

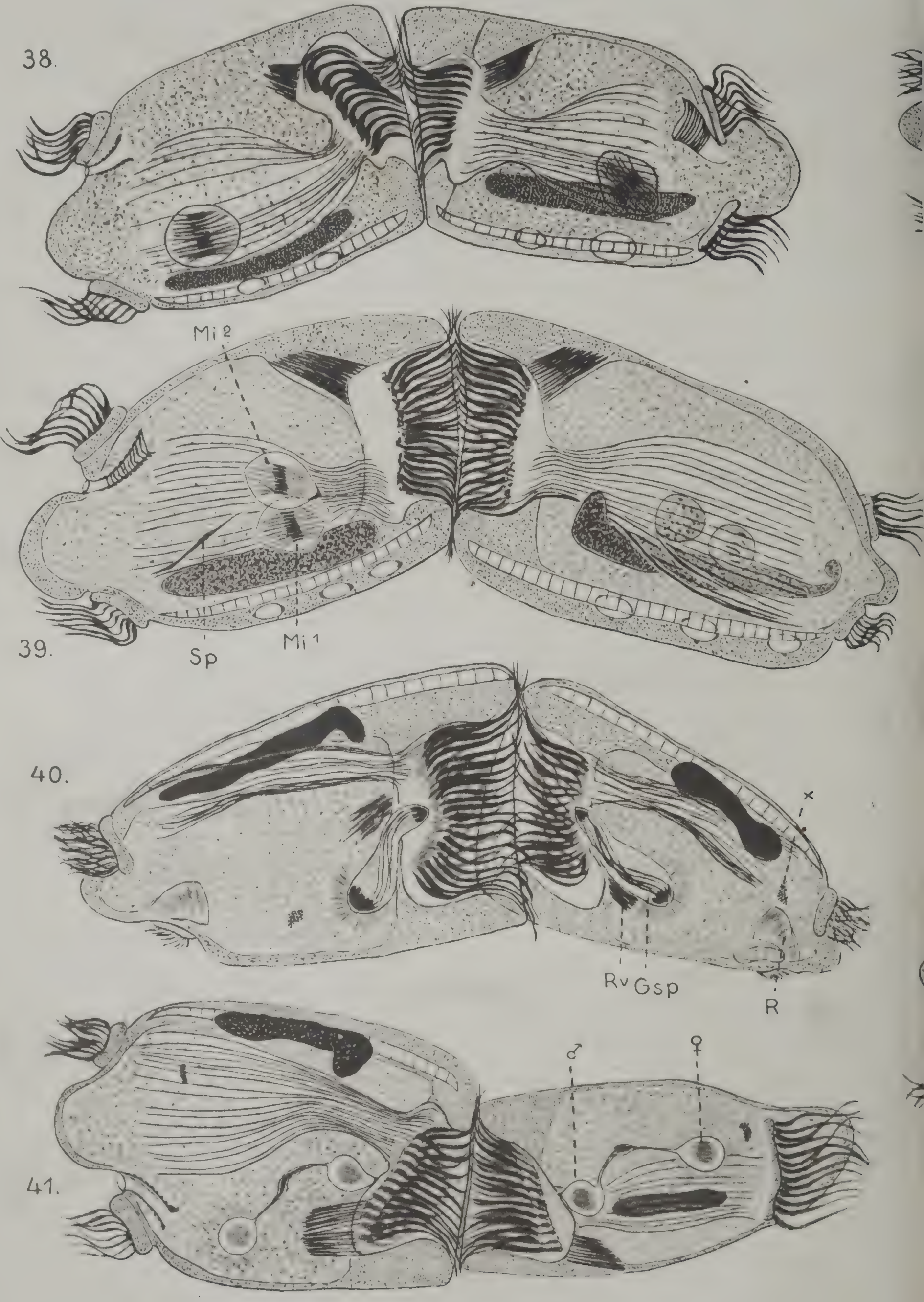


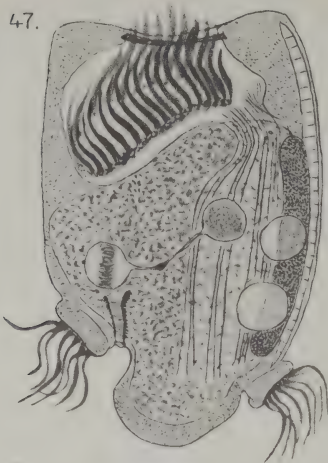
ſcher in Jena.

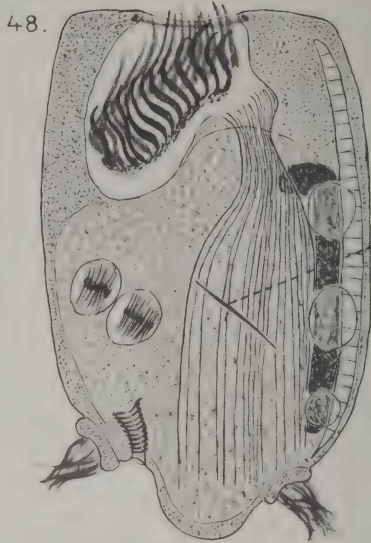
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

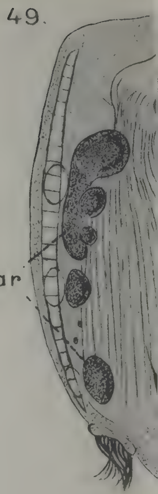


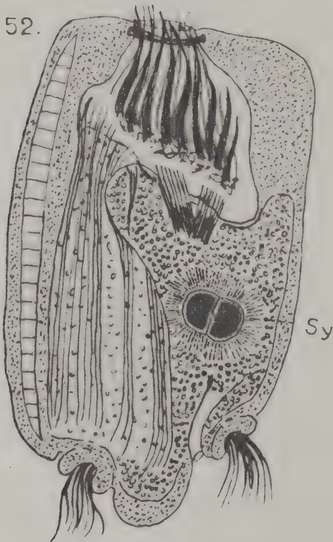
Fischer in Jena. Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

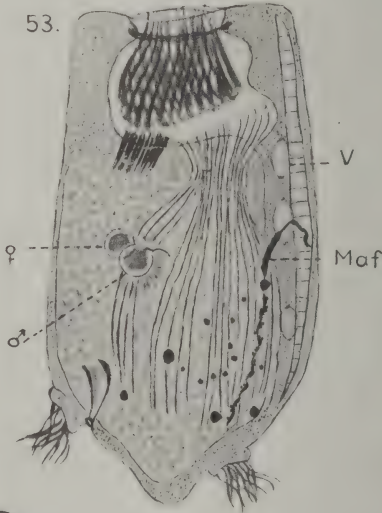

38.
Mi 2
39.
Sp
Mi 1
40.
×
Rv
Gsp
R
♂
♀
41.











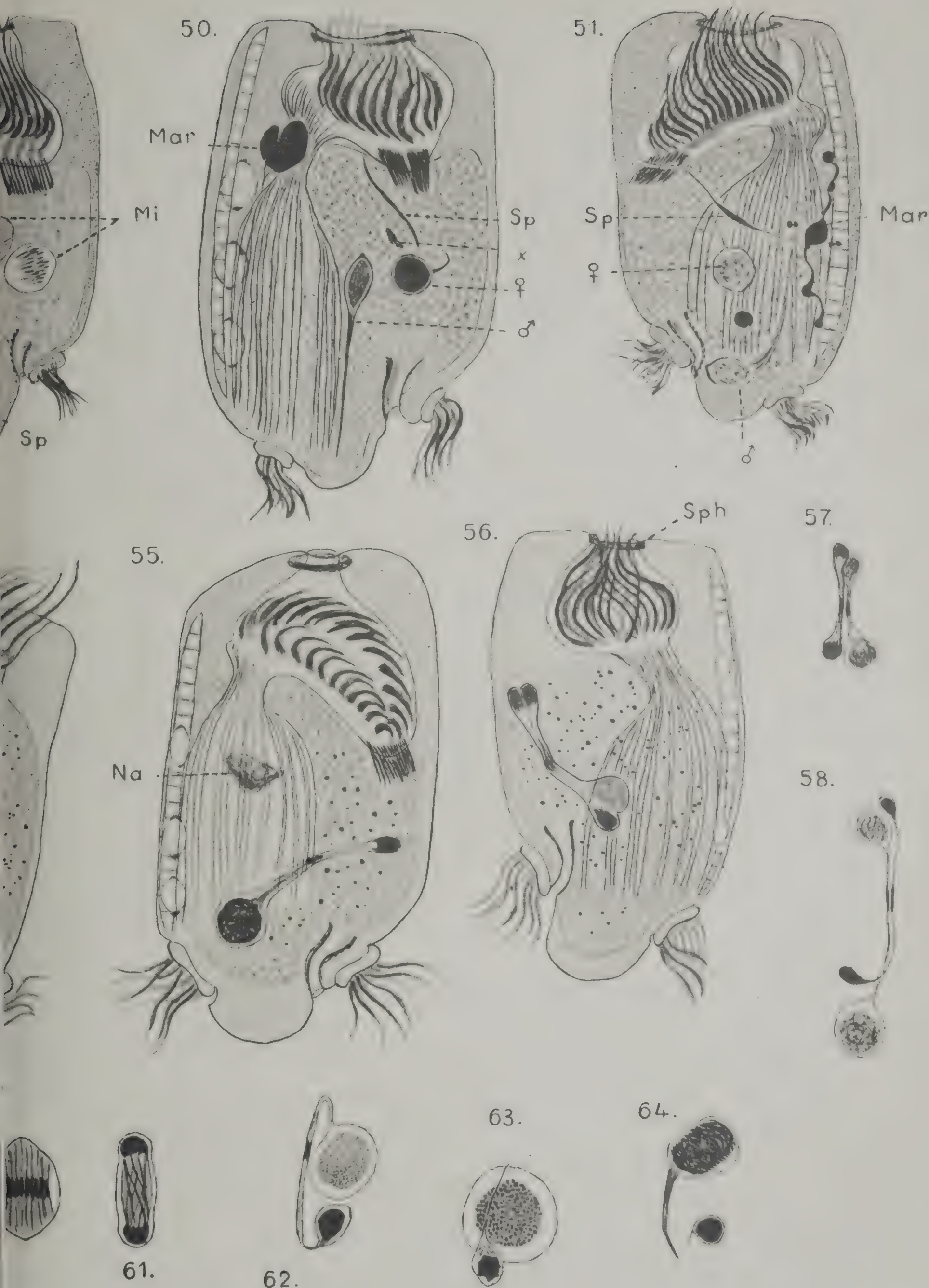




6

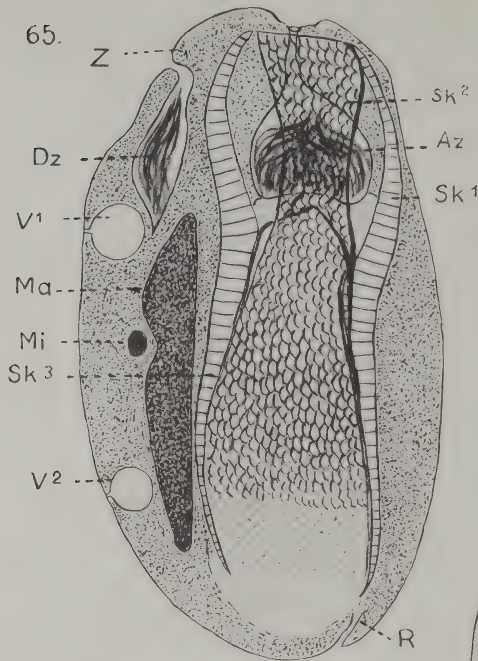
V. Dogiel.

Verlag von Gust



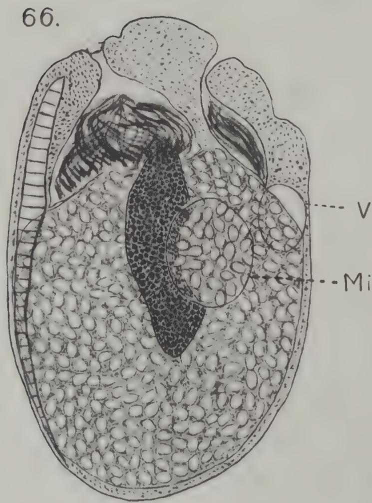
:scher in Jena.

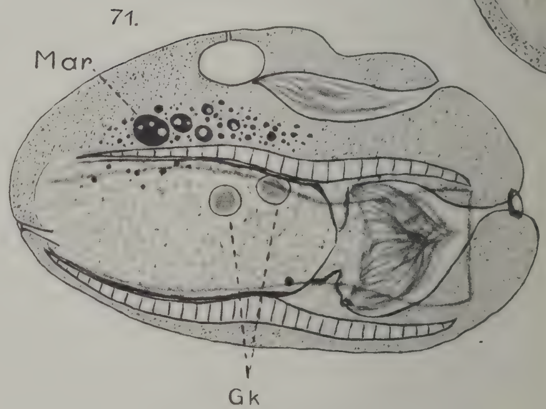
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

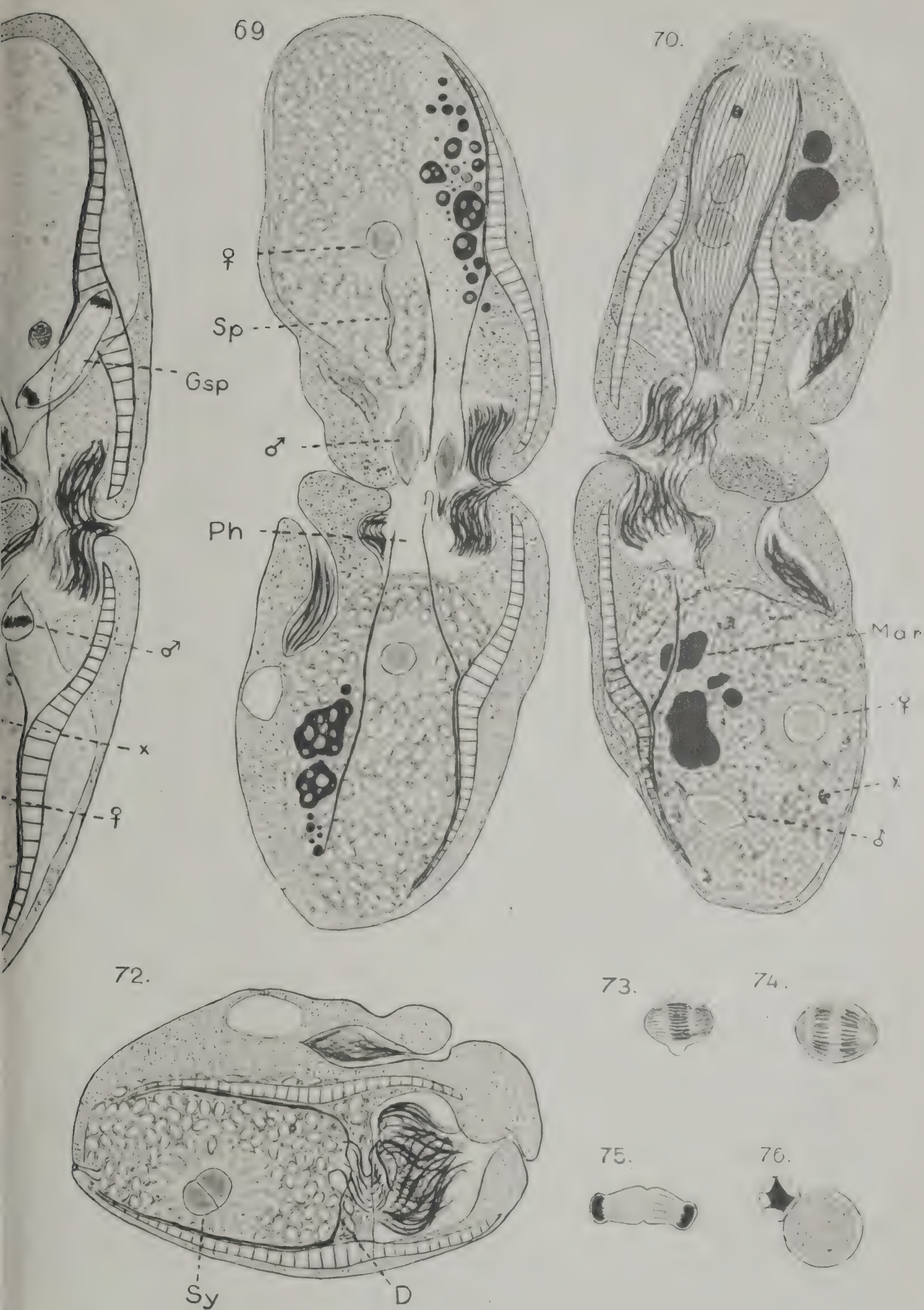

65.
Z
Sk²
Az
Dz
Sk¹
V¹
Ma
Mi
Sk³
V²
R


67.
Mi
Mi¹
Mi²


68


66.
V
Mi


71.
Mar.
Gk



ischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Beitrag zum Studium der *Tristeza.*

I. Mitteilung

von

Dr. F. Rosenbusch und Dr. **R. Gonzalez** (Buenos Aires).

Hierzu 8 Kurven im Text.

Experimentelle Untersuchungen über *Tristeza.*

In dieser Arbeit geben wir eine Übersicht einer Reihe von Versuchen über *Tristeza bovina*, welche im Laufe der Jahre 1914—1916 in der Abteilung für Protozoologie des Bakteriologischen Institutes (Departamento Nacional de Higiene) gemacht wurden, außerdem fügen wir noch jene im Biologischen Institut der Sociedad Rural Argentina in den Jahren 1917—1922 an zahlreichem und kostspieligem Tiermaterial erreichten bei, die wir dank der wirksamen und hochedlen Unterstützung des Herrn Presid. Dr. Joaquin S. de Anchorena ausführen konnten.

Auch hier sei es uns erlaubt Dr. Anchorena unsern herzlichsten Dank auszusprechen.

Alle diese Beobachtungen verfolgten den besonderen Zweck den sehr komplizierten Entwicklungsprozeß dieser Krankheit zu verstehen, und speziell deren Unterscheidung nach Zonen festzustellen, um so verschiedene nicht aufgeklärte Probleme zu erhellen.

Das Material (fibrinfreies Blut) wurde in bestem keimfreien Zustand, sowohl in den Gütern der Zeckenzone, als auch von dort speziell zur Untersuchung nach den Schlachthöfen von Buenos Aires gesandten Rindern entnommen und war dessen Herkunft folgende:

Provinz Salta
„ Tucumán (zwei Blutproben bei gegenseitiger Entfernung von 20 km),
„ Santiago del Estero,
„ Córdoba,
„ Santa Fé,
„ Corrientes (sechs verschiedene Materialien),
„ Entre Rios (sieben verschiedene Materialien),
Gobernacion del Chaco (drei verschiedene Materialien),
von der Uruguayschen Republik — aus dem Bezirk Salto — (vier verschiedene Materialien).

Technik. Das von Fibrin befreite Blut wurde ein- bis anderthalbjährigen Rindern injiziert, und zwar solchen aus der Provinz Buenos Aires, welche vollkommen frei von früherer Ansteckung von *Tristeza* waren. Außer der klinischen Beobachtung untersuchte man täglich auch das peripherische Blut mit dem Mikroskop, indem man die Proben von jedem Versuchstier nach dem Verfahren Giemsa-Koch behandelte, und Ausstriche sowohl als auch Tropfen (Methode Ross-Ruge) präzisierte. In besonderen Fällen schritt man zu periodischen Extraktionen durch Punktion von Milz, Ganglien und Knochenmark. Beobachtungen von frischem Blute wurden des öfteren unter Zuhilfenahme von diversen vitalen Färbemitteln praktiziert.

Erfolge der ersten Übertragung vom Blut der in den vorher erwähnten Zeckenzonen lebenden Tiere.

Jede mit gut konserviertem Blut betätigte Injektion veranlaßte, wie Smith u. Kilborne in ihrer grundlegenden Arbeit über das Texasfieber schrieben, in erster Linie eine Invasion von *Babesia* (Piroplasmen), nicht weniger auch von Anaplasmen (coccenähnliche Körper, nach Smith u. Kilborne). Diese Resultate können Veränderungen ausgesetzt sein, erstens durch das Blut, welches beim Abnehmen Infektion durch Bakterien erlitten hatte, und das vor der Verwendung mehrere Transporttage zu überstehen hatte; in erster Linie werden die Babesien vernichtet, und später auch die Anaplasmen. Irrtümliche Annahmen und Folgen können sich auch durch die injizierte Blutmenge ergeben, und, in der Tat, bei reduziertem Quantum von Blut aus Tieren der Zeckenzone, mit latenter Infektion von *Tristeza*, kann sich sowohl die eine wie die andere Infektion produzieren, oder auch beide Ansteckungen gleichzeitig.

So wurde von acht aus dem Chaco stammenden fünf bis elfjährigen Criollo Stieren am gleichen Tag Blut entnommen, und in

gleichem Verhältnis gemischt einigen Färsen und Stieren der seuchenfreien Zone in folgender Weise injiziert:

Die Färse Nr. 54, 15 Monate alt. Am 10. Tag beobachtete man Babesien (Piroplasmen), deren Menge an den folgenden Tagen, mit Temperaturzunahme laut beigefügtem Diagramm (Kurve 1), sich vermehrte. Gegen die 3. Woche der Einimpfung ließen sich anämische Blutänderungen nachweisen, wie: Anisocytose, Basophylie, Polychromasie und Oligochromasie.

Anaplasmen zeigten sich nach 35 Tagen und mit gesteigerter Anzahl an den folgenden Tagen. Die Globularläsion wurde intensiver als während der Periode der Babesien.

Zuchtstier Nr. 56, Alter 15 Monate. Injektion 3 ccm Blut, dieselbe ergab eine Infektion von *Babesia* und *Anaplasma.*

Zuchtstier Nr. 55, Alter 18 Monate. Injektion 2 ccm Blut. Die täglichen Beobachtungen erwiesen keine *Babesia*, gegen den 30. Tag dagegen trat Anaplasmosis auf.

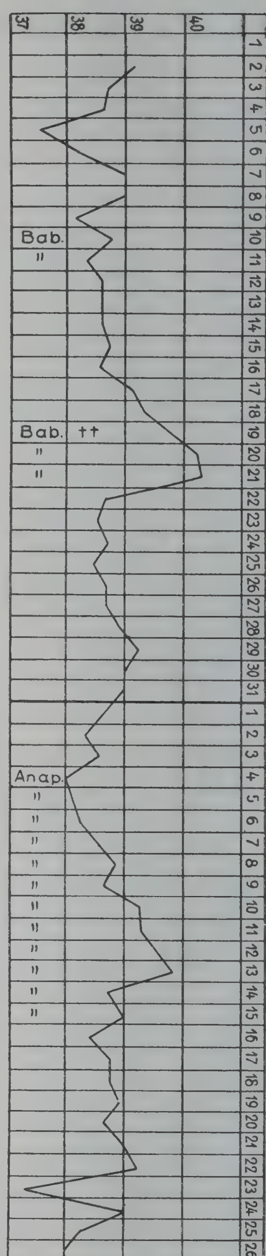
Als Gegenprobe wurde am 70. Tag nach der ersten Injektion eine neue Einspritzung von 10 ccm fibrinfreien babesiahaltigen Blutes des Stieres Nr. 60 vorgenommen, wonach sich eine normale Invasion von Babesien konstatieren ließ.

Zuchtstier Nr. 57, 3 Jahre alt. Injiziert mit 1 ccm fibrinfreiem Blute. Eine tägliche Beobachtung erwies kein Vorhandensein von Parasiten. Erst nach 35 Tagen zeigten sich die ersten Anaplasmen, welche in den folgenden Tagen sich vermehrten und zwar bis zum 40. Tage. Der Stier starb infolge der Anaplasmosis (siehe Kurve 2).

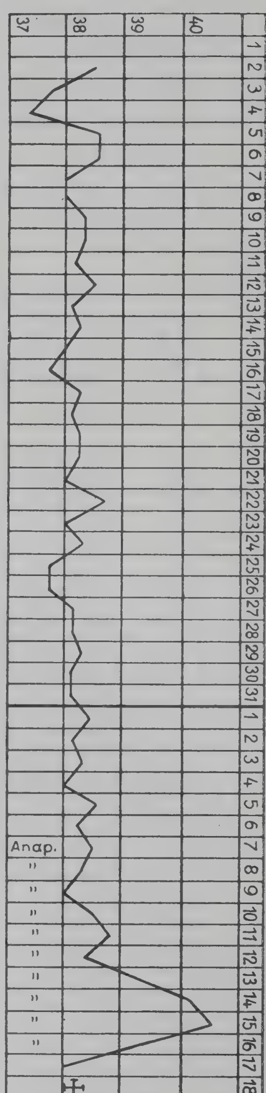
Zuchtstier Nr. 58, 3 Jahre alt, injiziert mit 1 ccm fibrinfreiem Blut. Nach 15 Tagen zeigten sich die ersten Babesien. Während 65 Tagen zeigten sich keine Anaplasmen.

Um die Exklusivität der *Babesia*-Invasion zu kontrollieren, wurde dem Versuchstier Blut entzogen, und davon 200 ccm in fibrinfreiem Zustand einem gesunden Tier — Ochse Nr. 60 — auf venösem Wege injiziert. Der Erfolg war eine ausschließliche *Babesia*-Infektion während zweier Monate täglicher Beobachtung.

Invers zur Kontrolleinspritzung, welche man dem Stier Nr. 55 applizierte, reinjizierte man in diesem Falle dem Stier Nr. 58 $3^1/_2$ Monate nach der ersten Injektion parasitisches Blut (*Babesia* und *Anaplasma*) anderer Herkunft. Man beobachtete eine Invasion von Babesien und Anaplasmen, wovon letztere sich besonders ausbreiteten, bis der Tod erfolgte. Die Autopsie erwies die charakteristischen Veränderungen der Anaplasmosis.



Kurve 1. Färse Nr. 54. Subkutane Impfung mit 5 ccm *Tristeza*-Blut. Herkunft Chaco.



Kurve 2. Stier Aberdeen Angus Nr. 54. Subkutane Impfung 1 ccm *Tristeza*-Blut. Herkunft Chaco.

Nach unseren Erfahrungen ist die Immunität des Anaplasma vollständig, ein Umstand, der uns zur Annahme berechtigt, daß in diesem Falle die Infektion mit dem ursprünglichen Blut ausschließlich von Babesien herrührte.

Zuchtstier Nr. 35, 6jährig, wurde mit 0,5 ccm fibrinfreiem Blut injiziert. Es entwickelten sich keine Babesien, dagegen zeigten sich nach 3 Monaten die ersten Anaplasmen, welche im Verlauf von 10 Tagen die vollgültigen Symptome der Krankheit erwiesen. Das Tier blieb erhalten.

Schlußfolgerungen: es ergibt sich daher, daß bei latenter Infektion der in der Zeckenzone lebenden Tiere die Anwesenheit der Parasiten in der peripherischen Blutzirkulation so karg ist, daß mikroskopische Untersuchungen deren Vorhandensein nicht zu entdecken vermögen. Dagegen ist es möglich diesen Nachweis zu führen, indem man gesunde Tiere mit dem infizierten Blutstoff impfte.

In dem Falle der uns beschäftigt, waren in 3 ccm Blut die beiden Elemente vorhanden, welche das morbose Feld der *Tristeza bovina* begreift. Schon kleinere Mengen vermögen, sei es *Babesia* oder Anaplasma vereinzelt zu erzeugen.

Die ersten Applikationen des ursprünglichen Materials müssen im Volumen von wenigstens 5 ccm Blut geschehen, besser noch von jeweils 10 ccm, und haben wir letzteren gewöhnlich in Anwendung gebracht; aber selbst bis zu 50 ccm Originalblut kam manchmal zur Verwendung.

Die Anwesenheit von Babesien und Anaplasmen, die wir von verschiedener Herkunft untersuchten, gestattet uns zu versichern, daß die geographische Verteilung der Babesien und Anaplasmen im allgemeinen sich mit der Zone der Zecken deckt.

Im Bereich der Uruguayschen Republik wurden dieselben Beobachtungen gemacht.

Vergleiche über die Krankheitsentwicklung nach Herkunft der Blutproben.

Nachdem einmal die Einförmigkeit des doppelten Vorgangs der *Babesia* und Anaplasma bei *Tristeza* der verschiedenen Zonen unserer Republik festgestellt war, war es von großem praktischem wie theoretischem Interesse zu bestimmen, ob bezüglich der Herkunft wirkliche Differenzen in der klinischen, morphologischen und parasitischen Entwicklung, sowie der Immunität der befallenen Tiere vorhanden sei.

Inkubationsperiode. Prüfen wir die Inkubationszeit der verschiedenen zur Verfügung stehenden Krankheitserreger, besonders die Anzahl der Tage, welche zur Invasion des peripherischen Blutes der Parasit benötigt, ohne sonstiger bestimmender Faktoren Erwähnung zu tun, auf welche wir später zurückkommen, so ergibt sich folgende Schlußfolgerung.

Die parasitische Invasion, infolge der Blutinjektion von tristezakranken Tieren, erweist sich bei mikroskopischer Untersuchung nach wenigstens 3, spätestens aber 18 Tagen durch die Babesien. Das Erscheinen der Anaplasmen beobachtet man unter denselben Umständen innerhalb 17—38 Tagen.

Vergleicht man die Inkubationsperioden der Blutproben verschiedener Herkunft, sowohl der Argentinischen als Uruguayschen Republik, so läßt sich eine entscheidende Variante nicht nachweisen, da die Schwankungen in jeder derselben groß sind und von anderen Ursachen abhängen.

Inkubationsperiode und ihre Beziehung zum Inokulationsweg und der Dosis.

Die Schwankungen in der Inkubationsperiode bei den verschiedenen Übertragungen einer und derselben *Tristeza* veranlaßten uns, nach deren Ursachen zu forschen. In der Tat gelang es, bei den zahlreich verwirklichten Übertragungen zu beweisen, daß die Wahl des Inokulationsweges, sowie das Quantum infizierten Blutes eine bedeutende Rolle bei der Dauer der Inkubationsperiode spiele.

Babesien: wir erwähnen hier einige Impfungen mit größeren Einzelheiten, wo die Bedeutung des gewählten Injektionsweges bei der parasitischen Invasion besonders hervorgeht.

Jungstier Nr. 37, 26. Februar 1917. In die Vene werden 10 ccm fibrinfreies Blut injiziert, Herkunft Salta (Übertragung).

Nach 4 Tagen, am 2. März, lassen sich die ersten Parasiten (Babesien) beobachten, welche am folgenden Tag ihr Maximum ererreichen, und sich in diesem Zustand während 5 Tagen bei der mikroskopischen Untersuchung in Ausstrichpräparat und in dicken Tropfen gleichbleiben.

Vergleicht man diese Inkubationsperiode mit einer solchen bei subkutaner Behandlung, so ergeben sich auffallende Abweichungen.

Stierkalb Nr. 27, 9. August 1916. Mit Herkunft aus Provinz Salta (Übertragung), werden subkutan 20 ccm Blut injiziert. Am 23. zeigen sich die ersten Parasiten (Babesien) im peripherischen Blut, also erst nach 14 Tagen!

Stierkalb Nr. 41, 27. November 1916. Mit Herkunft aus Provinz Tucuman II werden endovenös 10 ccm Blut injiziert. Nach 3 Tagen beginnt schon die parasitische Invasion von Babesien, welche am 7. Tag ihr Maximum erreichen. Wird dagegen mit gleichem Material und identischem Quantum von derselben Herkunft die Injektion subkutan vorgenommen, so unterliegt die Inkubationszeit einer sichtbaren Verlängerung.

Stierkalb Nr. 10. Bei subkutaner Injektion mit 10 ccm Blut, Provinz Tucuman II, erfolgt die parasitische Invasion nach 10 Tagen, bei maximaler Entwicklung innerhalb 11 Tagen, und hält sich bei abnehmender Menge noch 15 Tage länger.

Sowohl in kleineren wie größeren (10—300 ccm) Mengen intravenös injiziert, bedingt keinerlei Differenz bei der Inkubation der Babesie, d. h. eine Steigerung der parasitischen Injektion hat keinen besonderen Einfluß auf die Inkubation der Babesien. Es genügt der Vergleich der Inkubationsperiode der oben zitierten Stierkälber Nr. 37 u. 41 (10 ccm Blut), mit jenem an den Kälbern Nr. 60 u. 54.

Stierkalb Nr. 60 erhält endovenös 200 ccm fibrinfreies Blut. Herkunft Provinz Santiago del Estero. Am 4. Tag beobachtet man die ersten Parasiten (Babesien).

Stierkalb Nr. 54 wird endovenös mit 300 ccm Blut (Übertragung) injiziert. Herkunft Provinz Tucuman II. Am 4. Tag zeigen sich die ersten Parasiten bei erhöhter Temperatur, Hämoglobinurie.

Schlußfolgerungen: die Art der Infizierung ist bestimmend für die mehr oder weniger rasche Invasion der Babesien im Blut, je nachdem das endovenöse oder subcutane Verfahren Anwendung fand. Die Menge selbst des injizierten Blutes hat auf die Inkubationsperiode keinen durchschlagenden Einfluß.

Anaplasma: Bei Anaplasmosis bringt die Art der angewandten Inokulation keine sichtbaren Veränderungen in der Inkubation hervor; dagegen beschleunigt die Applikation größerer Mengen des Impfstoffes die Invasion obiger Elemente im peripherischen Blut bei irgendwelchem Inokulationsverfahren.

Stierkalb Nr. 14, Parasiten-Herkunft Provinz Tucumann I, injiziert mit 20 ccm fibrinfreiem Blut; subkutanes Verfahren.

Nach 29 Tagen zeigten sich die Anaplasmen.

An den folgenden Tagen vermehrte sich deren Anzahl bedeutend, während sich später schwere Globularverletzungen einstellten.

Stierkalb Nr. 34, Parasiten-Herkunft Provinz Tucuman I, am 2. November 1916; erhält eine subkutane Injektion von 40 ccm fibrinfreien Blutes.

Am 23., d. h. nach 21 Tagen beobachtete man die ersten Anaplasmen, deren Proportion sich an den folgenden Tagen vermehrte.

Stierkalb Nr. 46, Herkunft Provinz Tucumann I, injiziert mit 80 ccm fibrinfreiem Blut auf endovenösem Weg.

Am 17. Tag erscheinen die ersten Anaplasmen.

Man konnte beobachten, daß in größerer Menge injizierter Impfstoff, gleicher Herkunft, die Inkubationsperiode abkürzt.

Stierkälber Nr. 55 T werden endovenös mit 300 ccm fibrinfreiem Blut injiziert. Herkunft Provinz Salta (und zwar 4 Monate nach der anaplasmischen Infektion).

Nach Verlauf von 10 Tagen beobachtete man die ersten Anaplasmen.

Stierkalb Nr. 31, endovenös mit 100 ccm fibrinfreiem Blut geimpft. Herkunft Salta (Entnahme des Blutes während der Maximalinvasion der Anaplasmen). Am 5. Tag erhielt man aus dem Blut die ersten Anaplasmen. Die Invasion wurde intensiver und erreichte ihren Höhepunkt am 12. Tag. Das Versuchstier starb am 26. Tag nach der Injektion mit pathologischen Veränderungen der Anaplasmosis.

Stierkalb Nr. 36, am 2. November 1916, injiziert auf endovenösem Weg mit 80 ccm fibrinfreiem Blut des Stierkalbs Nr. 31, entnommen bei voller Anaplasmosis. Am 5. Tag beobachtete man im peripherischen Blut die ersten Anaplasmen; in den folgenden Tagen setzte sich die klassische Evolution der Anaplasmosis fort.

Stierkalb Nr. 40, intravenös mit 100 ccm fibrinfreiem Blut mit Saltaparasiten inokuliert (Blut entnommen nach dem Anaplasmaanfall).

Am 17. Tag zeigten sich in den roten Blutkörperchen charakteristische Marginalelemente.

Stierkalb Nr. 42, 12. Dezember 1916, erhält endovenös 150 ccm fibrinfreies Blut vom Stierkalb Nr. 40, entnommen zur Zeit des Anaplasmaanfalls.

Nach 4 Tagen beobachtete man die ersten Anaplasmen bei rapider Invasion, welche am 12. Tag nach der Injektion den Tod des Tieres herbeiführten, und zwar unter schweren pathologischen Veränderungen von Anaplasmosis.

Schlußfolgerung: Die Inkubationsperiode der Anaplasmosis richtet sich nach der injizierten Blutmenge, je größer diese war, desto rascher läuft jene ab.

Die Art der Injektion hat weiter keinen Einfluß auf die Inkubationsperiode.

Die Inkubationszeit wird verringert, wenn das injizierte Blut bei voller Anaplasmosis entnommen wurde, was sich durch die vermehrten Infektionselemente erklärt.

Die gewöhnliche Inkubationsperiode der Inokulationsanaplasmosis beträgt 25—35 Tage, indessen wurde manchmal auch eine solche von nur 17—20 Tagen beobachtet.

Die Steigerung des Infektionsstoffes vermag sowohl die Inkubation, wie die Evolution der Anaplasmosis auf ein Minimum zu reduzieren. Und in der Tat, Blutinfektionen von 80—150 ccm beweisen, daß sich nach einer beschränkten Inkubation von 4 Tagen rapide und sehr ernste Krankheitserscheinungen einleiten. Ein Beispiel hierzu bietet der Jungstier Nr. 42.

Morphologie.

Tägliche mikroskopische Beobachtungen an unserem Versuchsmaterial mit Giemsa-Koch gefärbten Präparaten haben uns über die große Veränderlichkeit der Babesien in ihren Formen belehrt, welche von den ersten Tagen an im peripherischen Blut auftreten.

Dabei werden mit großer Häufigkeit an den ersten Tagen großovale Formen beobachtet, kleine, in geringerer Proportion, bei unregelmäßigen Rändern, der Pseudopodienformation entsprechend, oder in voller Teilung — heteropole Vermehrung (die so häufig bei *Babesia canis* vorkommt). An den folgenden Tagen vermehren sich die birnförmigen Gestalten, groß im Anfang, bei blaßblauem Protoplasma mit ausgedehnten Vakuolen; sie trennen sich zwar, bleiben aber am Scheitelpunkt noch lange miteinander vereint.

Diese Formen zeigen zwei durch Giemsa-Färbung unterscheidbare Nuclearbestandteile, indem einer derselben — von dunkel violettroter Färbung — genau unterscheidbar, der andere — unregelmäßiger — blaurot erscheint.

Die gewöhnlichsten Dimensionen der piriformen Elemente schwanken in ihrem größten Durchmesser zwischen 3 zu 4, oder 5 Mikronen, im kleinsten dagegen zwischen 1—1,7. Der Durchmesser der kleinen runden Formen beträgt 1—1,7 Mikronen, der der ovalen 4,5 zu 1—2.

Die Funktion der verschiedenen Formen ließ sich vorläufig noch nicht bestimmen, mit Ausnahme jener der amöboiden Formen,

welche, der agamischen Periode angehörig, die Fortpflanzung vermitteln.

Die birnförmigen Gebilde besitzen vermutlich sexuelle Wirksamkeit, es war jedoch bislang nicht möglich ihre sexuelle Unterscheidung aufzuklären.

Beim Vergleich der Babesien verschiedener Herkunft (Chaco, Santiago d/Estero, Sta. Fé, Corrientes, Entre Rios, Tucuman, Salta, Salto R. O. del Uruguay) lassen sich weder in morphologischer Hinsicht, noch bezüglich der Dimensionen nennenswerte Unterschiede nachweisen.

Nichtsdestoweniger wäre zu erwähnen, daß das von der Provinz Cordoba stammende Material Babesien mangelhafter Proportion im peripheren Blut bei beschränkten Maßen aufwies.

Die Anzahl der Parasiten ist in jedem Blutkörperchen verschieden, doch bleibt die doppelte Birnform vorherrschend. In Ausnahmefällen intensiver Infektion beobachtet man 3 und sogar 4 Parasiten, einige davon piriform, andere entweder amöboid oder oval, wenn nicht doppelt birnförmig. Oft finden sie sich in unterschiedlichen Dimensionen, beweisend, daß die Infektion der Blutkörperchen in verschiedenen Zeitläufen vor sich ging.

Ursachen, welche die Morphologie zu beeinflussen vermögen.

Nachteilige Umstände verändern die Morphologie der Parasiten. So wirkt z. B. das während der Inkubationsperiode in nicht sterilisierenden Mengen injizierte Trypanblau beträchtlich vermindernd auf ihre Dimensionen, indem solche den Eindruck zurückgebliebener Elemente machen, deren Protoplasma aus kleinen, sehr basophilen Vakuolen besteht, welche keine Prolongationen zeigen.

Die von ihrer primitiven Form so abweichenden Eigentümlichkeiten bleiben nicht konstant, denn die Übertragung auf andere Tiere erzeugt aufs neue deren primitive Eigenart.

Diese wenig beständigen Modifikationen, wie solche anderer Protozoen, welche auf experimentellem Wege von Jennings und dessen Schüler, sowie Jollos erzielt wurden, indem sie die Lebensbedingungen Neugestaltungen unterzogen, verlieren sich beim Wiedereintritt in ihre normale Umwelt, wie es sich bei dem nicht mit Trypanblau behandelten Rind verhält.

Dies verleitet uns zur Annahme, daß die beobachteten nach einmaliger Anwendung von Trypanblau auftretenden Unterschiede durch Beharrung auf der modifizierenden Lebensbedingung dauernd

erzielt werden könnten und somit auf experimentellem Wege eine wirkliche Umwandlung, d. h. erbliche differenziale Charaktereigenschaften sich hervorrufen lassen.

Dauer der latenten Infektion der *Babesia* und *Anaplasma*.

Nach der Invasion der Parasiten im peripherischen Blut vermindern sich bei *Tristeza bovina* während der Babesienperiode diese stufenweise, daß man solche in Ausstrichpräparaten nicht mehr zu beobachten vermag, und nur die Tropfenmethode erlaubt dies noch für ein paar Tage. Es gibt Fälle, bei denen man schon nach 8 Tagen, in anderen nach 1—$1^1/_2$ Monaten, selbst bei peinlich genauer mikroskopischer Beobachtung keine Babesien mehr zu finden vermag.

Dieses Verschwinden der Parasiten ist jedoch nur scheinbar, sofern die Injektion von 1—5 ccm auf ein anderes aufnahmefähiges Rind die Krankheit mit dem uns geläufigen Charakter genau wieder erzeugt. Deshalb dürfen wir allerdings nicht folgern, daß es unsichtbare Formen gäbe, sondern können nur einräumen, daß die Forschungen mit dem Mikroskop hier unvollkommen sind, denn eine Untersuchung genügender Blutmengen, wie auch eine solche minimaler Mengen, wie wir solches in einem früher erwähnten Falle nachweisen konnten (1 ccm), ist ein Ding der Unmöglichkeit.

Die zahlreichen Übertragungen, über welche wir verfügten, ermöglichten uns zu beobachten, daß in veränderlichen Zeitabschnitten die Babesien völlig aus dem Organismus verschwinden. Material aus dem Chaco: Die Übertragungen von nach 2, 4, 6, 8 und 10 Monaten aufgenommenem Blut auf Stierkälber erzeugten stets wieder Babesien und Anaplasmen. Blut aus Salta: nach 30 Tagen, 3 und 11 Monaten haben bei den Übertragungen wieder Babesien und Anaplasmen erzeugt.

Tucuman I ergaben dasselbe Resultat nach 30 Tagen, sowie nach 2—13 Monaten;

Tucuman II ebenfalls Übertragungen im Verlauf von 30 Tagen, 5 und 8 Monaten.

Bemerkenswert ist eine Übertragung (20 ccm Blut), welche nach 10 Monaten eine Behaftung ausschließlich von Anaplasmen ergab.

Zur Kontrolle dieser unvermischten *Anaplasma*-Infektion wurden zwei aufeinanderfolgende Übertragungen mit großen Blutmengen (40 und 300 ccm) veranlaßt und ergaben identische Resultate einer

reinen Anaplasmosis. Hieraus war ersichtlich, daß die Babesien nach Verlauf von 8—10 Monaten latenter Infektion verschwanden.

Wir lassen hier eine Übersicht unserer Aufzeichnungen folgen.

Stierkalb Nr. 26, 9. August 1916. Man injizierte demselben 20 ccm fibrinfreies Blut vom Stierkalb Nr. 5, entnommen nach 10monatlicher Infektion. Resultat: keine Babesien. Nach 30 Tagen Anaplasmen. Kontrollinjektionen: I. Stierkalb Nr. 30, 17. September 1916, Injektion von 40 ccm Blut des Stierkalbs Nr. 26. Resultat: Babesien waren nicht zu konstatieren, dagegen beobachtete man vom 2. November an Anaplasmen.

II. Stierkalb Nr. 56, am 19. April 1917 wurden 300 ccm Blut injiziert. Resultat: Anaplasmosis.

Bluthеrkunft Cordoba: Übertragungen nach 30 Tagen gaben Babesien und Anaplasmen. Injektion nach 5 Monaten dagegen ergab nur Anaplasmen.

Eine Übertragung von 40 ccm Blut — zur Kontrolle — ergab in gleicher Art nur Anaplasmosis.

Blut aus Salto (RO. del U.): die Sterilisation der Babesien ließ sich nach 9 Monaten feststellen.

Dasselbe Resultat beobachtete man bei Anwendung von Blut aus Santiago del Estero, selbst bei großem Quantum.

Die erste mit originalem Blut nach 3 Monaten durchgeführte Übertragung ergab Babesien und Anaplasmen. Die zweite, nach 5 Monaten veranlaßte, ausschließlich Anaplasmosis. — Von letzterer Übertragung wurden in verschiedenen Zwischenräumen von 1—24 Monaten mehr als 300 Rinder geimpft, und niemals ließen sich im peripherischen Blut Babesien nachweisen.

Ergebnisse: aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß bei Rindern, welche Neuinfektionen nicht ausgesetzt sind, sei es durch die Zecken selbst, oder durch direkte Injektion, die Babesienparasiten aus dem peripherischen Blut und wahrscheinlich aus dem Organismus überhaupt verschwinden.

Das Verschwinden des Parasiten (Babesien) aus dem peripherischen Blut tritt nach verschiedener Zeit ein, es gibt Fälle von 5, andere von 10 und mehr Monaten latenter Infektion. Diese Dauer entspricht verschiedenen Faktoren, worunter die Virulenz des Parasiten, sowie die individuelle Widerstandskraft wohl die maßgebendsten sein dürften.

Solche durch schwächere Virulenz sich charakterisierende In-

fektionen, waren auch jene, die in kürzerer Zeit verschwanden (cordobesisches Material).

Diese Resultate ähneln der langsam fortschreitenden Heilung der Malaria beim Wechsel der Zone.

Die Voraussetzung einer Lokalisierung der Parasiten in den tiefer gelegenen Organen, wie man sie bei anderen von Protozoen, Trypanosomen und *Treponema* erzeugten Krankheiten beobachtet, ist nicht annehmbar, weil sich bei diesen die peripherische Invasion des öfteren wiederholt. In unserem Falle ließ sich eine neue Invasion von Babesien weder durch das Mikroskop noch durch Übertragung nachweisen (bei bis zu 5jährigen Beobachtungen), woraus wir glauben schließen zu können, daß sich nach einer gewissen Anzahl von Monaten der fortschreitend gänzliche Zerfall der Babesien (Piroplasma) im Organismus der Rinder, welche Wiederinfektionen nicht ausgesetzt sind, einstellt.

Anaplasma: Die Anaplasmen zeigten bei Vorkommen, welcher Herkunft auch immer, stets dieselben Eigenschaften, chromatische Färbung und helle Zone ihrer Peripherie — bei veränderlicher Größe, einzeln oder doppelt, 2 bis 6 in einem roten Blutkörperchen, und dann gewöhnlich randständig.

Jedes ihrer morphologischen Merkmale stimmt überein mit den Beschreibungen der ersten klassischen Studien von Smith und Kilborne über Texasfieber und Theiler's in Südafrika.

In den ersten Tagen der Invasion der *Anaplasma*-Körperchen zeigen gewöhnlich die roten Blutkörperchen keine augenscheinliche Veränderung. Nach 5 bis 7 Tagen dagegen, wenn die Anaplasmen reichlich vorhanden, werden die durch schwere Anämie erzeugten Blutläsionen auffallend: Anisocytosis, Macro- und Microcytose, Poikilocytose, Polichromasie, Basophilie, basophile Tüpfelung, Oligochromasie, Erythroblasten.

Diese anämischen Läsionen bilden sich stufenweise langsam zurück bis zur früheren Normalität (Monate).

Blut, welches mikroskopisch untersucht, keinerlei Anaplasmen zeigt, vermag doch bei Inokulierung eines seuchenfreien Rindes neue Infektion herbeizuführen. Der latente Parasitismus, außerhalb der Seuchenzone, erhält sich sehr lange.

Unsere Beobachtungen betreiben wir nun bereits seit einer Periode von 6 Jahren und mißglückte uns bis jetzt, bei Blutinjektion in genügender Menge, nicht eine Übertragung.

Isolierung der Babesien von den Anaplasmen.

Das bei Inokulationen ständige Vorhandensein der Babesien und Anaplasmen erlaubte Erwägungen, daß es sich um Entwicklungsformen ein und desselben Parasiten handle. Seit der Beweisführung Theiler's nun, betrachtet man Babesiosis unabhängig von Anaplasmosis, indem derselbe in gewissen Zonen deren unvermischtes Vorkommen nachwies.

Die von mehreren Autoren durchgeführte Isolierung, haben wir ebenfalls einer Untersuchung unterzogen:

Absonderung der Babesien:

I. Die länger währende Inkubation des *Anaplasma* ließ vermuten, daß man die einer kürzeren Entwicklungsperiode gehörenden Babesien von jenen durch Übertragung in den ersten Tagen des Existenznachweises im Blut zu trennen vermöchte.

Material aus Tucuman II:

Stierkalb Nr. 33, injiziert den 2. November 1916 mit 40 ccm Blut des Stierkalbs Nr. 10, subcutane Einspritzung. Vom 6. Tag an zeigten sich Babesien, am 19. Anaplasmen.

Man entnimmt am 2. Tag der Beobachtung der Babesien infiziertes Blut und injiziert davon 10 ccm subcutan dem Stierkalb Nr. 39.

Stierkalb Nr. 39. Am 6. Tage beobachtet man die ersten Babesien, und nach 25 Tagen Anaplasmen.

Dem Stierkalb Nr. 44 wurden am 27. November 1916 intravenös 10 ccm Blut vom Stierkalb Nr. 39 injiziert, das am 2. Tag nach dem Erscheinen der Babesien, und am 7. Tag nach der Blutinjektion entzogen wurde. Die ersten Babesien werden am 3., die ersten Anaplasmen am 29. Tag nach der Infizierung des Tieres sichtbar.

2 Tage nach Erscheinen der Babesien, und am 5. Tag nach der Injektion entzog und injizierte man intravenös 5 ccm dem Stierkalb Nr. 43.

Das Stierkalb Nr. 43 zeigt nach 4 Tagen die ersten Babesien, die sich in veränderlichen Mengen und Intervallen während $1^1/_2$ Monaten erhalten.

Innerhalb 2 Monaten täglicher Beobachtung lassen sich keine Anaplasmen erkennen.

Bei dieser Beobachtung könnten wir annehmen, daß es sich hier um eine reine Babesieninfektion handelt; zur Kontrolle ihrer Reinheit schritt man zu folgenden Injektionen:

a) es werden 300 ccm fibrinfreies Blut des Stierkalbs Nr. 43 abgenommen, 126 Tage nach seiner Infektion und auf intravenösem Wege dem Stierkalb Nr. 54 (19. April 1917) (siehe Kurve Nr. 3) injiziert. 4 Tage später beobachtet man die ersten Parasiten (Babesien), welche sich bis zum 39. Tag erhielten. Anaplasmen zeigen sich keine während täglicher Beobachtung innerhalb zweier Monate.

b) Stierkalb Nr. 5 M wird mit 20 ccm Blut vom Stierkalb Nr. 54 injiziert (nach 88tägiger Infektion). Hier fand ausschließlich eine Infektion von Babesien statt (siehe Kurve Nr. 4).

Stierkalb Nr. 43. 147 Tage nach seiner Infektion mit reinen Babesien werden demselben intravenös 100 ccm Blut gleicher Herkunft, Tucuman II, Stierkalb 56, injiziert, das jedoch ausschließlich mit *Anaplasma* parasitiert war. Es folgte darauf eine schwere Infektion von Anaplasmosis mit tödlichem Verlauf, und zwar am 23. Tag. (Die ersten Anaplasmen zeigten sich nach 14 Tagen.)

Die besonders rasche Invasion der auf intravenösem Wege injizierten Babesien vergrößert den Zeitlauf, welcher zwischen der Invasionsperiode der Babesien und der Anaplasmen liegt, und erleichtert durch die vorschnelle Invasion ihre Absonderung.

II. Isolierung bei kleineren Blutmengen.

Dieses Verfahren besteht in der Injektion von Tierblut latenter Infektion in verschiedenen Mengen.

Im ersten Teil wurden die erreichten Erfolge beschrieben, ebenfalls daß man bei dem Stier Nr. 58 nach Injektion von 1 ccm fibrinfreien Blutes eine Infektion von reiner *Babesia* erzielte.

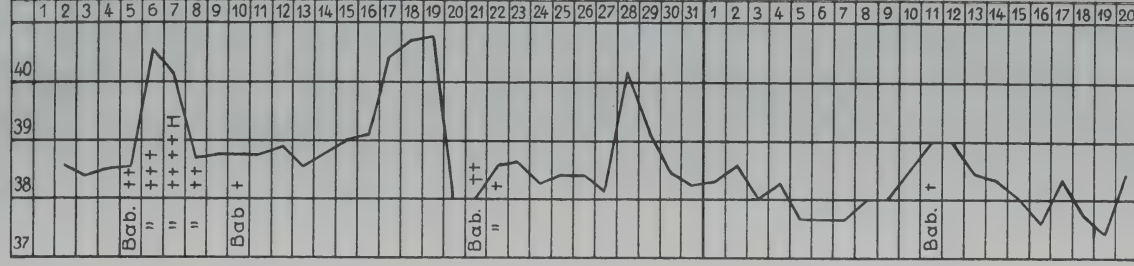
Isolierung des *Anaplasma*.

I. Es hat sich ergeben, daß die Lebensdauer der *Babesia* im peripherischen Blut eines Rindes, welches Neuinfektionen nicht ausgesetzt ist, eine beschränkte ist.

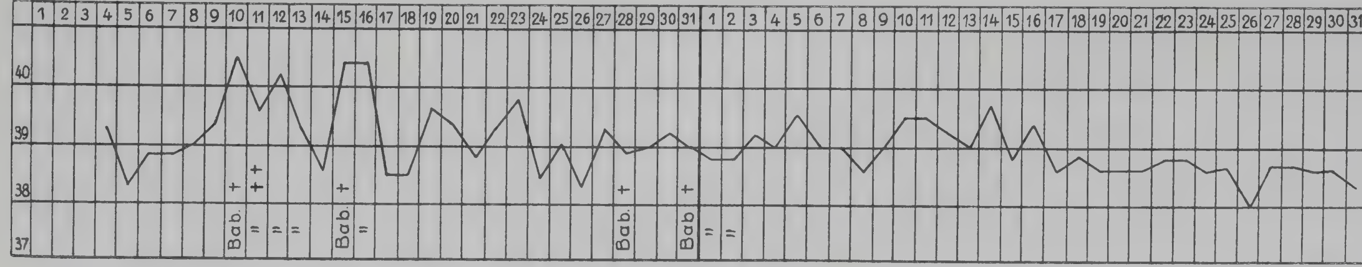
Von diesem Moment an gerechnet verbleibt das *Anaplasma* in Wirklichkeit unvermischt, und erhält sich während einem vorläufig noch unbestimmten Zeitabschnitt in voller Lebenskraft.

Stierkalb Nr. 26 erhält 20 ccm Blut des Stierkalbs Nr. 5 nach 10monatlicher Infektion injiziert. Es lassen sich keine Babesien erkennen, nur Anaplasmen.

Kontrollinjektion: Die Übertragung auf gesunde Jungstiere zeigt uns wieder eine Infektion mit reinen Anaplasmen. Stierkalb Nr. 30, injiziert mit 40 ccm Blut auf intravenösem Weg, erzeugte reine Anaplasmen-Infektion.



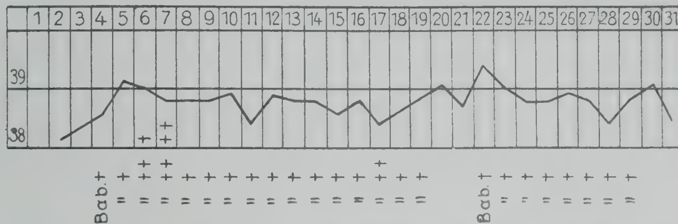
Kurve 3. Stierkalb Nr. 54. Reine *Babesia*-Infektion. 300 ccm Blut des Kalbes Nr. 43. Herkunft Tucuman II, endovenöse Einspritzung.



Kurve 4. Stierkalb Nr. 5. Reine *Babesia*-Infektion, Impfung mit 20 ccm Blut des Stierkalbes Nr. 34.

Andererseits suchte man zu ermitteln, ob eine neue Injektion von Blut gleicher Herkunft, jedoch gleicherweise mit Babesien und Anaplasmen parasitiert, auf das Stierkalb Nr. 26 Infektion zur Folge hatte.

Subcutan werden 100 ccm injiziert und zwar Blut des Stierkalbs Nr. 35. Eine intensive, langwährende Babesien-Infektion war die Folge. Anaplasmen wurden nicht beobachtet während der zwei Monate täglich geführten mikroskopischen Beobachtung (siehe Kurve Nr. 5).



Kurve 5. Jungrind Nr. 26. Temperaturkurve nach einer zweiten *Tristeza*-Blutimpfung. Herkunft Provinz Tucuman II (100 ccm Blut subkutan).

II. Isolierung bei kleinen Blutquanten.

In gleicher Weise, wie man Infektionen reiner Babesien bei wiederholter Injektion veränderlicher Mengen von Tierblut latenter Infektion bei Rindern erzielte, gelang es auch das *Anaplasma* in reiner Erscheinung zu erreichen.

Wir verweisen hier auf das im ersten Teil über den Stier Aberdeen Angus Nr. 57 gemachte Zitat, der bei 1 ccm Blut — Herkunft Santiago d/Estero — eine Infektion reiner Anaplasmen aufwies.

Versuche, die darauf ausgingen mit einem einzelnen Parasiten zu operieren, wie es Oehler mit Trypanosomen gelang, hatten keinen Erfolg.

Material-Herkunft Santiago d/Estero.

Fibrinfreies Blut, im Maximalstadium der *Anaplasma*-Invasion entnommen, und verdünnt, daß jeder Kubikzentimeter 6 Blutkörperchen enthielt.

Stierkälber	injiziertes Quantum	mikroskopische Prüfung während 60 Tagen
Nr. V 61	1 ccm der Lösung	negativ
„ V 62	6 „ „ „	„
„ V 63	50 „ „ „	„

III. Die Infektion des Blutes mit banalen Keimen vernichtete erst die vorhandenen Babesien, sodann die Elemente der Anaplasmen. Hierbei lassen sich des öftern Infektionen ausschließlicher Anaplasmen erzielen.

Klinische Beobachtungen der mit *Tristeza* injizierten Tiere verschiedener Zonen der Republik.

Als Beitrag geben wir Bericht über die beobachteten Symptome. In Anbetracht der meist zur Verwendung gelangten jungen Tiere, deren Alter zwischen $^2/_3$ und $1^1/_2$ Jahren schwankte, konnte man keine schweren Symptome erwarten.

Die häufig sich offenbarende thermische Reaktion, flüchtig oder nichtig in der Babesien-Invasion, war bei Anaplasmosis von längerer Dauer, wenn sie nicht manchmal auch in dieser Periode ausblieb.

Die thermische Reaktion differiert in den verschiedenen Übertragungen der *Tristeza.* Ebensowenig stimmt in allen Fällen das Fieber mit dem Auftreten der Parasiten im peripherischen Blut überein, noch gibt dasselbe eine Angabe über die Schwere der Krankheit. So wiesen schwerkranke, mit fataler Entwicklung der Anaplasmosis belastete Tiere nennenswerte thermische Reaktion nicht auf.

Bei jungen Tieren ist es häufig nicht möglich, aus deren Temperatur Schlüsse auf das Vorhandensein der parasitären Invasion zu ziehen, noch bietet sie ein annäherndes Urteil der Infektionsschwere.

Neuinjektionen gaben keine Temperaturzunahme, selbst bei mikroskopischem Nachweise reichlich vorhandener Parasiten.

Bei einigen Tieren beobachtete man während der Babesienperiode Hämoglobinurie, Fäkalien mit Blutstreifen und subikterische Färbung der Schleimhäute.

Veränderungen der roten Blutkörperchen bei *Tristeza.*

Die roten Blutkörperchen mit Babesiaparasiten im amöboiden oder ovalen Stadium zeigen im allgemeinen vergrößerte Dimensionen, eine blassere Färbung; bei Anwendung von Giemsa-Koch öfters ein Weinrosa, welches vom gelblichen Rosa der sonstigen roten Blutkörperchen differiert. Diese Färbung ähnelt jener, welche bei den von *Plasmodium malariae* parasitierten roten Blutkörperchen beobachtet wurde.

Bei den birnförmigen Babesien findet man des öfteren rote Blutkörper verkleinert und mit intensiver Färbbarkeit. Außer diesen Modifikationen der parasitierten roten Blutkörperchen offenbart sich die anämische Läsion sehr deutlich durch Anisocytose, Polychromasie, umfangreiche basophile Punktion, sowie zellkernhaltige rote Blutkörperchen.

Interessant ist die Beobachtung, daß die Parasiten sich nicht in den Blutkörperchen befinden, welche anämische Läsion zeigen.

Kurz nach dem Tode der kranken Tiere, wie auch in dem einem lebenden entnommenen Blut, das nicht gleich auf einem Objektträger ausgestrichen wurde, nehmen die Parasiten sphärische Formen an.

Unter diesen Umständen zeigt die Färbung ein äußerst basophiles Plasma, das die Beobachtung des Zellkerns sehr erschwert.

Während der Anaplasmaperiode zeigten sich die Symptome sowohl augenscheinlicher, als ernster:

Trauriges Aussehen, hängende Ohren, trockene Haare, harte trockene Haut, Schleimhäute anfänglich blaß, später mit prononziert ikterischer Färbung.

Ödem der Augenlider, selten auch auffällige Ödeme an Kopfhaut und Hals (unterer Rand).

Beschleunigtes Atmen, vermehrter Pulsschlag, gewöhnlich weich und schwach.

Was diese Periode der Krankheit am meisten charakterisiert, ist die rapide Abmagerung, Appetitmangel, trockene rötlich braun gefärbte Darmentleerung, Urin ohne Hämoglobine und intensive Kraftlosigkeit, welche das kranke Tier meist eine liegende oder unbeweglich stehende Position, mit vorhängendem Kopf und Ohren einzunehmen zwingt.

Was die beobachteten Blutläsionen anbelangt, so äußerten solche sich sehr evident und ernst.

Stierkalb Nr. 25, Inokulation 10 ccm fibrinfreies Blut, Material aus dem Chaco 13. Juni 1916.

Die mikroskopische tägliche Blutprüfung wies die ersten Parasiten am 19. Juni auf, das heißt 6 Tage nach der Inokulation.

22. Juni. Niedergeschlagen, traurig, apathisch, ausgesprochene Hämoglobinurie. Die Blutprüfung zeigt das Vorhandensein reichlicher Parasiten (Babesien).

28. Juni. Bei der mikroskopischen Blutprüfung zeigen sich keine Parasiten mehr.

Blutuntersuchung vor der Injektion:

rote Blutkörperchen 7 660 000 per mm³
weiße " 9 800 " "
globulares Verhältnis 1/780
Hämoglobin 60 Proz. (Sahli)
Globularwert 1/1

Vor der Injektion
Leucocytäre Formel:

Lymphocyten	48	Proz.
Mononucleäre	15	"
Polyneutrophile	29	"
Polyeosinophile	8	"

Blutprüfung vom 28. Juni nach Babesien-Infektion

rote Blutkörperchen 3 110 000 per mm³
weiße " 15 000 " "
globulares Verhältnis 1/207
Hämoglobin 28 Proz. (Sahli)
Globularwert 0,7.

Leucocytäre Formel:

Lymphocyten	50	Proz.
Mononucleäre	9	"
Polyneutrophile	40	"
Polyeosinophile	1	"

Pathologische Formen: Anisocytosis, Basophilie, Polychromasie und Oligochromasie.

Stierkalb Nr. 22. Injiziert mit 20 ccm fibrinfreiem Blut, subcutan, Material von Cordoba, den 1. Mai 1916.

Die mikroskopische Blutprüfung zeigt das Vorhandensein von Anaplasmen nach 22 Tagen.

30. Mai. Mikroskopische Prüfung zeigt eine reguläre Menge von Rand-Anaplasmen.

Komparative Blutprüfung.

Vor der Injektion:
rote Blutkörperchen 8 400 000 per mm³
weiße " 10 000 " "
Globularverhältnis 1/840
Hämoglobin 62 Proz. häm.
Globularwert 1

Leucocytäre Formel:

Lymphocyten	48	Proz.
Mononucleäre	16	"
Polyneutrophile	34	"
Polyeosinophile	2	"

Nach der Infektion (am 30. Mai):
rote Blutkörperchen 1 320 000 per mm³
weiße " 21 400 " "
Globularverhältnis 1/62
Hämoglobin 31 Proz. häm.
Globularwert 0,3

Leucocytäre Formel:

Lymphocyten	62	Proz.
Mononucleäre	22	"
Polyneutrophile	15	"
Polyeosinophile	1	"

Pathologische Formen: viel Myelocyten und Erythroblasten, wenig Anisocytosis, Basophilie und Polychromasie.

Aus beiden Blutprüfungen geht hervor, daß sowohl mit der Babesien- wie auch mit der Anaplasmeninfektion die Zerstörung der roten Blutkörperchen einhergeht, bei letzterer sogar äußerst intensiv. Die Zunahme der weißen Blutkörperchen ist nur scheinbar bedingt durch die Abnahme der roten Blutkörperchen. Das Hämoglobin stark vermindert.

In bemerkenswerter Weise verändert sich bei Anaplasmosis das Verhältnis der verschiedenen weißen Blutkörperchen, indem sich

das absolute Quantum der lymphocytären und mononuclearen Elemente dabei fast dreifach vermehrt. Bei der *Babesia* zeigt sich die Zunahme in den Lymphocyten und Polymorphen. Außerdem beobachtet man pathologische Formen in reichlicher Anzahl, besonders Knochenmarkelemente, sowohl von den weißen wie roten Blutkörperchen.

Wiedergenesung tritt sehr langsam ein und erfordert Monate um zu normaler Konstitution des Blutes zurückzukehren (Anaplasmosis).

Anaplasmosis: In der Folge stellen wir einige Beobachtungen über diese Periode der Krankheit zusammen.

Wir versuchten das Virus zu lokalisieren, indem wir das Serum des Tierblutes während der akuten Periode der Anaplasmosis trennten und injizierten.

Dem Stierkalb Nr. 38 injizierte man am 14. November 1916 20 ccm Serum des Stierkalbs Nr. 31, ohne irgendeine Infektion zu erreichen. — Die Kontrollinjektion mit fibrinfreiem anaplasmaführendem Blut bewirkt eine normale Infektion von Anaplasmosis.

Hierdurch wird aufs neue bewiesen, daß ein von Blutkörperchen völlig freies Serum das anaplasmische Virus nicht enthält.

Die Empfindlichkeit des anaplasmischen Virus ließ sich an den hypotonischen Lösungen erproben.

$^1/_4$ ccm fibrinfreies Blut in voller Anaplasmosis abgezogen, wurde mit 10 ccm Salzlösung von 4 Prom. gemischt und dann geschleudert. Den Niederschlag, bestehend aus Blutkörperschatten injizierte man einem Stierkalb.

Die Krankheit trat nicht auf. Mit der Hämolysis bei hypotonischer Lösung verlor das Blut seine Ansteckungskraft. Mit diesem Ergebnis erprobte man, ob diese Schatten, welche vom zerstörten Virus belastet erachtet wurden, Immunität hervorbringen können.

Das Stierkalb Nr. 37, injiziert mit 10 ccm hämolisiertem Blut des Stierkalbs Nr. 31, am 8. November 1916, zum zweitenmal am 19. Dezember 1916, und zum drittenmal am 15. Januar 1917, zeigte keinerlei Veränderung seines normalen Zustandes. — Am 26. Februar 1917 ergab die Injektion von 10 ccm fibrinfreiem mit Anaplasma belastetem Blut die Ansteckung in gewöhnlicher Art.

Aktive Immunität einer Anaplasmosisinfektion konnte mit dem durch Hämolysis zerfallenen infektiösen Grundstoff nicht erreicht werden.

Bericht über einige Versuche der *Lysis parasitaria* in vitro mit Serum der infizierten Tiere.

Die Mitteilung einiger ersten Versuche der Wirkung in vitro des Serums auf *Tristeza*-Parasiten hat den Zweck, damit Veranlassung zu weiteren Nachforschungen auf diesem Weg zu geben.

Stierkalb Nr. 25 wird mit einer Mischung von 1 ccm fibrinfreiem Blut des Stierkalbs Nr. 23 mit Chacomaterial bei voller *Babesia*-Infektion, sowie 9 ccm Serum des Stierkalbs Nr. 1, mit latenter *Tristeza*-Infektion seit 7 Monaten (Chaco) injiziert.

Die Mischung wurde vorher 24 Stunden bei einer Temperatur von 36° C gehalten. Die bakteriologische Kontrolle zeigte, daß die Mischung aseptisch blieb.

Eine tägliche Blutbeobachtung (in Ausstrich, sowie in großen Tropfen) ergab weder *Babesia* noch *Anaplasma*-Infektion.

Die nachträgliche Kontrollinjektion mit fibrinfreiem Blut des Stierkalbes Nr. 1 ergibt, daß Stierkalb Nr. 25 keine Immunität besaß, da sich *Babesia* und *Anaplasma* entwickelte.

Stierkalb Nr. 19. Man injiziert dasselbe mit einer Mischung von 10 ccm Serum des Stierkalbs Nr. 1 (Chaco) und 5 ccm fibrinfreies Blut des Stierkalbs Nr. 27 (infiziertes Salta-*Tristeza* mit reichlicher *Babesia* und *Anaplasma* im Blut). Diese Mischung wurde vorher bei einer Temperatur von 37° C während 24 Stunden gehalten.

Babesia-Infektion ließ sich nicht feststellen, dagegen beginnt innerhalb 26 Tagen das Auftreten von Anaplasmen, welche nach 37 Tagen den Tod herbeiführen.

Man könnte voraussetzen, daß die Zerstörung der Babesienkeime Folge der Temperatur sein könnte, nichtsdestoweniger müssen wir davon absehen, denn bei anderen Versuchen mit fibrinfreiem, 24 Stunden dem Wärmeschrank ausgesetztem Blut, trat in normaler Weise *Babesia*-*Anaplasma*-Infektion ein. Ohne Anspruch auf eine definitive Schlußfolgerung zu machen, ersehen wir aus diesen Versuchen, daß das Serum von Tieren mit latenter Infektion, welches in bestimmtem Verhältnis mit parasitärem Blut vermischt wurde, auf die *Tristeza*-Parasiten (*Babesia*) zerstörende Wirkung hat.

Immunität bei *Tristeza bovina*.

Das Problem der Immunität bei *Tristeza* ist äußerst kompliziert, da alle biologischen mit der Immunität der Protozoen verbundenen Vorgänge von außerordentlicher Verwicklung sind, wenn man die

hohe Organisation der Parasiten und ihre extreme Empfindlichkeit gegen äußere Einflüsse berücksichtigt, wodurch sie sich vorübergehend verändert, oder sich mit größerem Nachdruck ein abweichender Charakter ihrer biologischen Eigentümlichkeiten ausprägt.

Das Problem der Übertragbarkeit biologischer Charakteristik der Protozoen sowohl wie bei den Pflanzen, war in den letzten Jahren ein Gegenstand zahlreicher Studien und Versuche.

Mit diesen neuen Erfahrungen konnte man sich einigermaßen über die Bildung gewisser Unterschiede morphologischer oder biologischer Art vertraut machen, welche Protozoen manchmal ganz unvermittelt annehmen, auf viele Generationen übertragen und größeren Teils durch Befruchtung purifizieren.

Diese von Jennings, Jollos usw. gebotene Begründung, allgemein gültig für die verschiedensten Protozoen, ist besonders zu berücksichtigen, um die verschiedenen Typen zu unterscheiden, da die beobachteten Unterschiede sich auf verschiedenen Wegen entwickeln können, die sich während der gewöhnlichen Trennung erhalten, nicht aber nach dem Phänomen der Befruchtung, indem sie sich nach der Auffassung von Jollos als einfache und vorübergehende, aber auch „dauernde“ Modifikationen ausweisen, nicht aber als Mutationen.

Da wir über Material der verschiedensten Herkunft verfügten, so führten wir die Immunitätsproben in sich kreuzenden Injektionen aus, um damit festzustellen, ob Unterschiede existieren oder nicht und hatten dabei sehr interessante Ergebnisse.

Gibt es gegenseitige Immunität zwischen Babesien und Anaplasmen?

Gelegentlich des Versuches *Babesia* zu isolieren, konnten wir bei einer Versuchskontrolle feststellen, daß die Injektion des Stierkalbs Nr. 43, welches eine Infektion reiner *Babesia* hatte, mit Blut des Stierkalbs 56 (reines *Anaplasma* derselben Herkunft) (Tucuman II), bei der Übertragung sich wie bei einem Tier unter normalen Umständen der Aufnahmefähigkeit vollzog, und am 23. Tag nach der Injektion der Tod des Tieres durch Anaplasmosis eintrat.

Das heißt, der latente Parasitismus mit *Babesia* bildet keine Immunität gegen Anaplasmosis.

Umgekehrt ergaben Versuche mit dem Stierchen Nr. 55, das mit reinem *Anaplasma* behaftet war, bei Wiederinjizieren mit reiner

Babesia derselben Herkunft (Santiago d'Estero Stierkalb Nr. 60) eine normale Infektion von Babesien.

Ein gleiches Resultat ergab sich mit dem Stierkalb Nr. 30 bei Übertragung reiner Anaplasmen (Herkunft Tucuman II), welchem man nach 7 Monaten 40 ccm mit reiner *Babesia* infiziertes Blut gleicher Herkunft (Stierkalb Nr. 54) injizierte, indem sich dabei eine normale Infektion von Babesien fortpflanzte (s. Kurve Nr. 7).

Bei der Immunitätsprobe mit doppelter Blutinfektion von *Babesia* und *Anaplasma* änderte sich das Ergebnis nicht.

Stierkalb Nr. 26, infiziert mit Material Tucuman II und zwar ausschließlich *Anaplasma*; wiedergeimpft mit 100 ccm Blut des Stierkalbs Nr. 35 (*Babesia* und *Anaplasma*) derselben Herkunft, ergab nur Babesieninfektion.

Da Babesien sowohl als Anaplasmen von gleichem ursprünglichen Material herstammten (Tucumann II und Santiago d'Estero), (zwar übertragen in 4 Kälberserien), so ist es ausgeschlossen, daß ein unterschiedlicher Ursprung die festgestellten Resultate erkläre.

Schlußfolgerung: es besteht zwischen *Babesia* und *Anaplasma* keinerlei gegenseitige Immunität.

Erfahrungen über Immunität zwischen Babesien aus verschiedenen Zonen.

Diese durch täglich kontrollierte Untersuchungen des Blutes injizierter Tiere gemachten Erfahrungen bestehen im Wiederimpfen mit parasitärem Blut von jeweils anderer Herkunft, in Abständen von 2—14 Monaten.

Wir erwähnen in der Folge einige davon.

Material Herkunft Chaco: 9. Oktober 1915. Es wird das Stierkalb Nr. M 2 injiziert und ergibt Babesien und Anaplasmen. Wiederimpfung nach 395 Tagen mit 10 ccm Blut aus Stierkalb Nr. 35, parasitiert mit Babesien und Anaplasmen. Herkunft Tucuman II.

Resultat: Babesieninfektion die nach 6 Tagen begann, mit Zunahme in den folgenden 4 Tagen.

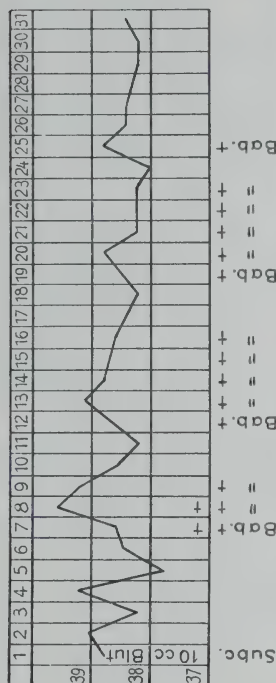
Während zweimonatlich täglicher Beobachtung lassen sich Anaplasmen nicht nachweisen.

Die thermische Kurve bleibt normal.

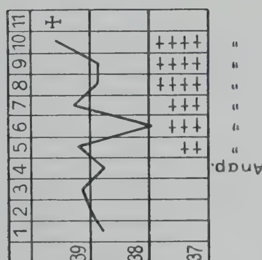
Material mit Herkunft aus Cordoba: dem Stierkalb Nr. 9 injiziert, veranlaßt dasselbe *Babesia* und *Anaplasma*-Infektion. Nach Verlauf von 213 Tagen wird eine weitere Injektion von 10 ccm Blut — Herkunft Chaco — (Injektion 9 Monat alt) veranlaßt.

Am 7. Tag beobachtet man die ersten Parasiten (Babesien), welche mit Unterbrechungen sich während 1 Monat erhielten. Es ließ sich Anisocytose nachweisen. Anaplasmen erschienen keine während 4 Monate täglicher Beobachtung.

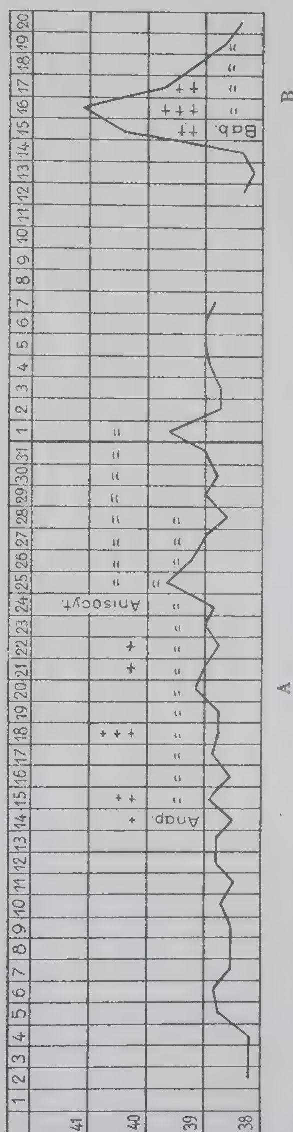
Die Temperatur verharrte auf normalem Stand (Kurve 8).



Kurve 8. Temperaturkurve nach der II. Einspritzung mit *Tristeza*-Blut. Herkunft aus dem Chaco. (Vorgeimpft mit *Tristeza* aus Cordola.)



Kurve 6. Jungrind Nr. 42. Temperaturkurve nach *Anaplasma*-blutimpfung (150 ccm Blut des Kalbes Nr. 40 (intravenös)).



Kurve 7. Stierkalb Nr. 30. Temperaturkurve A nach *Anaplasma*-Impfung (40 ccm Blut des Kalbes Nr. 26 aus Tucuman II). Reine Infektion. B nach *Babesia*-Impfung (40 ccm Blut des Kalbes Nr. 54 aus Tucuman II). Reine Infektion.

Material aus Salta: Stierkalb Nr. 27 das mit 20 ccm Blut injiziert wird, ergibt *Babesia* und *Anaplasma*.

Nach 4 Monaten wird es mit 100 ccm Blut endovenös — Herkunft Tucuman II, Stierkalb Nr. 41 — wiedergeimpft.

Ergebnis: neue reichliche Invasion von Babesien, die sich nach 3 Tagen entwickelte und während 15 Tagen erhielt.

Anaplasmen werden nicht nachgewiesen. Die Temperatur steigert sich etwas und hält sich während einem Monat zwischen 39 und 39,4°.

Nach einer neuen Inokulation mit 100 ccm Blut — Herkunft Chaco — (Stierkalb Nr. 44) tritt neue Invasion von Babesien ein, jedoch in kleinerem Maßstab wie vorher.

Material — Herkunft Tucuman II —, welches am 23. November 1915 dem Stierkalb Nr. 13 inokuliert wurde: Ergebnis: Babesien und Anaplasmen. Wiederimpfung am 13. Juni 1916 mit Blut — Herkunft Chaco — (Stierkalb Nr. 1) mit 8 Monate langem Parasitismus.

Resultat: nach 10 Tagen — eine geringe Menge von Babesien.

Anaplasmen lassen sich keine beobachten.

Blut — Herkunft Tucuman II. — Die Inokulation des Stierkalbs Nr. 21 erzeugt Babesien- und Anaplasmen-Infefektion. Dasselbe wird aufs neue nach 6 Monaten mit *Tristeza* aus Cordoba (Stierkalb 3 und 22) inokuliert.

Resultat: nach dem 8. bis zum 40. Tag der Injektion beobachtete man Babesien, Globularläsion und Anisocytose.

Anaplasmen zeigten sich nicht.

Schlußfolgerung: diese Resultate beweisen uns, daß die Babesien aus voneinander abgelegenen Zonen sich durch die Immunitätsreaktionen unterscheiden.

Nun wollen wir ermitteln, ob die Babesien von näher gelegenen Orten Immunität zeigen.

Da wir 2 *Tristeza* aus Tucuman, bei 20 Kilometer Distanzen, zur Verfügung hatten, schritten wir zum Vergleich ihrer gegenseitigen Immunität.

Immunität unter Babesien gleicher oder sehr nahe zueinander gelegener Zonen.

Material — Herkunft Salto (Uruguay) — auf das Stierkalb Nr. 35 übertragen, ergab Babesien und Anaplasmen. Wieder inoku-

liert mit Blut aus Paso de los Libres, Stierkalb Nr. 14, erzeugt neue zahlreiche Babesieninfektion.

Material — Herkunft Tucuman II — wird dem Stierkalb Nr. 26 (Babesien und Anaplasmen bei isolierten Injektionen) inokuliert. Mit Material — Herkunft Tucuman I — (von Stierkalb Nr. 46) wird das Tier mit 80 ccm endovenösem Blute wieder inokuliert.

Resultat: reichliche Babesieninvasion vom 4. Tage der Injektion an. Das Versuchstier wird nach 15 Tagen geschlachtet und ergibt die Autopsie: Milzränder etwas verdickt, Galle ein wenig verdickt, sirupartig, ohne Krümchen.

Stierkalb Nr. 41, injiziert mit 10 ccm Blut — Herkunft Tucuman II (Stierkalb Nr. 39) gab Babesien und Anaplasmen. Wiedergeimpft nach 2 Monaten mit Blut — Herkunft Tucumann — veranlaßt eine intensive Invasion von Babesien, welche 7tägige Dauer hatte.

Material von Paso de los Libres (Corrientes), 50 ccm aus Molkereien der Zone erhaltenem Blut injiziert man dem Stierkalb Nr. 26 IB., das Babesien und Anaplasmen produziert.

Nach 3 Monaten reinjiziert man anderes, auch von Paso de los Libres (vom Etablissement des Herrn Legeren) erhaltenes Material, und zwar 100 ccm, subkutan appliziert (Stierkalb Nr. 42 I.B.).

Resultat: Babesien in Menge vom 5. Tage an, welche sich mit Unterbrechungen 27 Tage erhalten. Anaplasmen sind nicht vorhanden. Material von Paso de los Libres: Blut das einem noch säugenden Stierkalb (Besitzer Herr Legeren) entnommen und 20 ccm subkutan dem Stierkalb Nr. 41 IB. injiziert wurde, ergibt Anaplasma.

Wieder geimpft mit 15 ccm Blut aus Stierkalb Nr. 42 IB., das seinerseits mit Blut eines Ochsen desselben Platzes und Besitzers injiziert wurde. Gab Babesienentwicklung in dem Stierkalb Nr. 41 IB.

Neuerdings mit 100 ccm Blut des Stierkalbs Nr. 26 IB. (Material einer Molkerei in Paso de los Libres) injiziert, gab Veranlassung zu neuer und mächtiger Babesien-Invasion.

Material — Salto (Uruguay) — Blut der Färse (Besitzer Herr J. M. Gutierrez) übertragen auf Stierkalb Nr. 34 IB. ergibt Babesien und Anaplasmen.

Wiedergeimpft nach 3 Monaten mit ca. 100 ccm Blut des Stierkalbs Nr. 36 IB., welches seinerseits mit dem Blut eines Jungstiers

derselben Estancia (Besitztum des Herrn J. M. Gutierrez) infiziert war.

Resultat: intensive Babesien-Infektion, welche sich während 13 Tagen erhält.

Material von Salto (Uruguay). Das Blut einer Kuh (Besitzer H. J. M. Gutierrez) dem Stierkalb Nr. 45 I B. injiziert erzeugt Babesien und Anaplasmen.

Wiedergeimpft mit 100 ccm Blut des Stierkalbs 36 I B., injiziert mit Material derselben Herkunft, aber von einem anderen Tier.

Resultat: man beobachtet Babesien in ziemlicher Menge innerhalb 10 Tagen.

Zusammenfassung.

Diese letzten, mit Material aus derselben Provinz und gleichem Departement, wenige Kilometer voneinander entfernt, durchgeführten Versuche, beweisen bei Wiederinfektionen die biologische Verschiedenheit der Parasiten (*Babesia*).

Der Unterschied ergibt sich sogar bei parasitären Blutproben, welche verschiedenen Tieren desselben Etablissements, ja gleicher Gehege entzogen wurden; bei Tieren, die von Zecken derselben Kämpe infiziert wurden, und unter denselben klimatischen Einflüssen, wie es durch unsere gekreuzten Wiederimpfungen mit in Salto (Uruguay) entnommenen Virus bewiesen wird.

So kommen wir zu dem Schluß, daß bei latenter Infektion jedes Tier einen differenten parasitären Typus von *Babesia* aufweist.

Über das Ergebnis vielfacher Nachimpfungen.

Wir haben uns bisher auf Resultate einfacher Nachimpfungen bezogen, d. h., auf eine erste Infektion von *Babesia* und *Anaplasma*; wiederholte man eine neue Infektion durch ein Virus anderer Herkunft, so ergab sich, wie sich stets erwies, Veranlassung zu umfassender, ziemlich langanhaltender Infektion von Babesien.

Eine weitere Nachimpfung innerhalb zweier Monate erzeugte zwar in jedem Falle eine parasitäre Invasion (Babesien), jedoch in weniger reichlicher Anzahl.

Stierkalb Nr. 41 I B., infiziert mit *Tristeza* aus dem Bezirk von Paso de los Libres, ergab eine Infektion von *Babesia* und *Anaplasma*. Wiedergeimpft mit *Tristeza* von Paso de los Libres, aber anderer Herkunft (Stierkalb Nr. 26 I B.) erzeugte eine reichliche Invasion von Babesien.

Auf Grund einer weiteren Nachimpfung von *Tristeza* aus Uruguay beobachte man im Blut nur eine geringe Anzahl von Parasiten (Babesien).



Stierkalb Nr. 31 I B., mit *Tristeza* aus Salto (R. del U.) infiziert, zeigt Babesien und Anaplasmen. Aufs neue mit Blut des Stierkalbs 36 injiziert, welches mit *Tristeza* eines anderen Tieres des-

selben Etablissements injiziert war, ergibt intensive Infektion von Babesien. — Eine zweite Nachimpfung mit von Chajari erhaltener *Tristeza*, bringt neues, jedoch spärliches Erscheinen von Babesien.

Stierkalb Nr. 26. Injiziert mit Blut aus Paso de los Libres (von einer Molkerei). Die erste Wiederinjektion mit Blut aus Paso de los Libres (vom Etablissement des Herrn BENITO LEGEREN) veranlaßte intensive Babesien-Infektion. Die zweite Wiederimpfung mit *Tristeza* von Salto (R. del U.) (vom Etablissement des Herrn J. M. GUTIERREZ) hatte eine dritte Invasion von Babesien zur Folge.

Stierkalb Nr. 43 — inokuliert mit Blut von Salto (R. del U.), vom Etablissement des Herrn J. M. GUTIERREZ — reproduziert *Babesia* und *Anaplasma*. Die erste Neuinjektion mit dem Blut des Stierkalbs Nr. 36, welches mit Blut eines anderen dortigen Tieres infiziert war, veranlaßte eine Ansteckung mit *Babesia*.

Die zweite Neuinjektion mit Blut des Stierkalbs Nr. 13 von Uruguay ergibt eine neue Babesien-Infektion.

Stierkalb Nr. 27 — zuerst mit *Tristeza* — Herkunft Salta — inokuliert, bringt *Babesia* und *Anaplasma* hervor. Die Neuinjektion mit Blut aus Tucuman (Stierkalb Nr. 41) ergib eine zahlreiche Invasion von Babesien.

Eine weitere Neuinjektion mit Blut aus dem Chaco (Stierkalb Nr. 44), zeigt aufs neue Babesien vom 10. Tag an nach der Injektion.

Stierkalb Nr. 45 — inokuliert mit Blut aus Uruguay — gibt *Babesia* und *Anaplasma*. Nach 2 Monaten mit Blut des Stierkalbs Nr. 42 von Paso de los Libres wiedergeimpft (Stierkalb Nr. 42) erzeugt eine neue sehr starke Babesieninfektion, mit öfteren Temperatursteigerungen (40,8 C). Die zweite Neuinokulation nach weiteren 2 Monaten mit Blut derselben Herkunft wie bei der ersten, jedoch nach Übertragung auf zwei gesunde Rinder, zeitigte eine neue Invasion von Babesien in gehöriger Menge.

Schlußfolgerung: Gleich den Resultaten der gekreuzten Injektionen erweisen die vielfachen Injektionen (2 Neuinjektionen) mit *Tristeza* anderer Herkunft als die früher injizierte stets eine neue parasitäre Invasion, wenn auch in kleinerem Maßstab, wie jene nach der ersten Neuinjektion beobachteten.

Immunität unter Anaplasmen verschiedener Zonen.

In all diesen Versuchen auf Immunität, bei gekreuzten Injektionen mit Blut verschiedenster Herkunft, ließ sich in keinem Fall weder eine zweite *Anaplasma*-Invasion noch thermische Re-

aktion nachweisen, die auf Veränderungen in den tiefer gelegenen Organen deuteten.

Die erprobten Wiederimpfungen ergänzten sich aus folgender Herkunft:

Erste Infektion	Zweite Infektion
Cordoba	Chaco
Cordoba	Salta
Salta	Tucuman I
Salta	Tucuman II — Chaco (3. Inf.)
Chaco	Tucuman II
Tucuman I	Tucuman I
Tucuman II	Cirdoba
Tucuman II	Chaco
Santa Fé.	Salto (R. del U.)
Paso de los Libres	Salto (R. del U.)
Paso de los Libres	Chajari
Chajari (Entre Rios)	Federacion (Entre Rios).

Die Anaplasmosis läßt gegen die Anaplasmen anderer *Tristeza*-Zonen Argentiniens einen vollständigen, andauernden und allgemeinen Widerstand zurück, nicht weniger wie gegen dieselben Ansteckungskeime der uns verfügbaren Proben aus Uruguay und Brasilien.

Natürliche Infektion und experimentelle Wiederinfektion.

An einer uns zur Verfügung stehenden Gruppe von Tieren der *Tristeza*-Zonen (Entre Rios) ließ sich feststellen, welcher Art die Reaktion gegenüber den Parasiten anderer Herkunft war.

Babesia-infiziertes Blut von Tucuman II (Stierkalb Nr. 43) wird in Menge (100 ccm) dem Stierkalb Nr. 49 injiziert.

Resultat: nach 8 Tagen beobachtet man die ersten Parasiten in spärlicher Menge, in welcher Proportion sich solche 7 Tage lang erhielten.

Diese neue Infektion hatte weder Fieber zur Folge noch zeigten sich sonstige Änderungen am allgemeinen Zustand des Versuchstieres.

Stierkalb Nr. 48 — demselben werden 100 ccm mit *Tristeza* parasitär gemachtem Blut des Stierkalbs Nr. 26 (Tucuman I und II) injiziert.

Resultat: es ließen sich weder Babesien noch Anaplasmen, auch keine Temperaturzunahme bei den Beobachtungen während einem Monat konstatieren.

Stierkalb Nr. 45 — injiziert mit 80 ccm Blut aus Salta (reines *Anaplasma*).

Erfolg: negativ.

Stierkalb Nr. 47 — demselben werden 100 ccm Blut von Salta (reines Anaplasma) vom Stierkalb Nr. 38 injiziert.

Resultat: während $1^1/_2$ Monaten zeigen sich keine Anaplasmen.

Wiederimpfung mit parasitärem Blut vom gleichen Tiere.

Da alle unsere Erfahrungen die Wiederansteckung mit Babesien bei gekreuzter Injektion mit Tierblut gleicher Bezirke und Etablissemente bis zur Gewißheit bestätigten, so erschien es geboten, festzustellen, ob sich die Parasiten eines infizierten Rindes bei sukzessiven Übertragungen auf andere gesunde Tiere ändern.

Stierkalb Nr. 1 — mit *Tristeza* aus dem Chaco geimpft — wird 9 Monate später neuerdings mit 10 ccm Blut, das dem Stierkalb Nr. 25 entzogen, welches selbst mit dem Blut des Versuchstieres Nr. 1 infiziert war, wieder inokuliert. — Parasiten konnten in der Folge nicht nachgewiesen werden, nur eine unbedeutende Temperaturzunahme vom 6.—10. Tage.

Stierkalb Nr. 16, injiziert mit *Tristeza* (Tucuman) des Stierkalbs Nr. 4 (zweite Übertragung) 16. Oktober 1915 ergab *Babesia* und *Anaplasma*.

Wiedergeimpft mit 20 ccm Blut desselben Tieres nach 10 Monaten, veranlaßt weder das Auftreten irgendwelcher Parasiten, noch Fiebererscheinung.

(Es fanden bei dem Versuchstier Nr. 4 keinerlei Rückfallerscheinungen statt.)

Im Gegensatz zu diesen Beobachtungen ersehen wir in der Folge, wie verschiedentliche Übertragungen auf gesunde Tiere deren biologische Charakteristik vollständig verändern.

Stierkalb Nr. 44 I B. Subkutan mit 50 ccm Blut aus Uruguay injiziert, veranlaßte doppelte *Babesia*- und *Anaplasma*-Injektion.

Erste Übertragung: Stierkalb Nr. 13 I B. mit 100 ccm Blut des Stierkalbs Nr. 44 I B. injiziert, ergibt *Babesia*- und *Anaplasma*-Infektion.

Zweite Übertragung: Stierkalb Nr. 63 I B., injiziert mit 100 ccm Blut des Stierkalbs Nr. 13 I B. erzeugt *Babesia*- und *Anaplasma*-Infektion.

Dritte Übertragung: Stierkalb Nr. 66 I B. mit 100 ccm Blut des Stierkalbs Nr. 63 I B. injiziert, zeitigt *Babesia* und *Anaplasma*.

Aus dieser letzten Übertragung reinjizierte man 100 ccm dem ursprünglichen Versuchstier, also dem Stierkalb Nr. 44 I B., worauf sich eine reichliche und intensive Neuinfektion entwickelt.

In gleicher Weise geschieht es mit der Wiederimpfung des Stierkalbs Nr. 13 (erste Übertragung) mit Blut des Versuchstieres Nr. 66, welche nach 13 Tagen eine intensive Wiederinfektion mit *Babesia* bei 3 tägigem hohen Fieber (41,2 C) zur Folge hat.

Wir kommen daher zu dem Schluß, daß Übertragungen durch verschiedene Rinder den primitiven parasitären Typus der Babesien modifizieren und man annehmen kann, daß die Eigentümlichkeit dieser Varietäten ihre Erscheinung den eigenen Parasiten entweder der Rezidive, oder der Anpassung zum Existenzmedium, das sie bei sukzessiven Übertragungen antreffen — zu verdanken hat.

Auf Grund der über diesen Punkt aus Forschungen von Ehrlich, Gonder, Braun, Teichmann, Levaditi usw. mit Trypanosomen und Spirochäten hervorgegangenen Kenntnisse, können wir annehmen, daß die bei Tieren desselben Etablissement unter Ausschluß parasitärer Infektion aus anderen Zonen angetroffene Variationen auf den ständigen Wechsel der Parasiten im Kontakt der beständig reagierenden Organismen des Rindes zurückzuführen sind.

Infektion von Rindern mittels Zecken gleicher Herkunft und biologische Unterschiedsprobe der Babesien.

Die fortwährende Veränderung des Parasiten bei den sukzessiven Übertragungen von einem auf das andere Tier, brachte uns auf den Versuch, ob bei direkter Infektion von zwei Versuchstieren mit gleichen Zecken, sich durch Immunität differenzierbare Parasiten nachweisen ließen.

Zeckenlarven des *Boophilus microplus* gezüchtet aus Zecken des Stierkalbs Nr. 53 entnommen primitiver Herkunft Entre Rios wurden den Stierkälbern 51 und 54 angesetzt und erzeugen an beiden *Babesia*-Ansteckung. Nach 2 Monaten injizierte man dem Versuchstier 54 Blut vom Stierkalb 51. Der Erfolg war eine intensive, langwährende Infektion von Babesien, vom 8. Tage nach der Inokulation.

Rind Nr. 64 und 65, welche gleichzeitig Zeckenlarven von ein und demselben Tiere und gleichen Satz beigebracht, ergaben beiderseits Babesienansteckung.

Nach 4 Monaten injiziert man dem Rind Nr. 64 200 ccm Blut von Nr. 65, worauf eine intensive Neuinfektion von Babesien entsteht.

Dieses Resultat bestätigt die Folgerungen, zu denen wir mit früheren Versuchen gelangten, — nämlich, daß die beobachteten Umwandlungen des Parasiten gemäß der eingetragenen gekreuzten Inokulationen zum großen Teil von der Wirkung des parasitierten höheren Organismus beeinflußt ist.

Damit wird uns nahegelegt, daß jedes infizierte Tier einen, vielleicht auch mehrere biologisch verschiedene Parasiten hervorbringt.

Versuche, Rezidive durch Bäder, plötzlichen Fütterungswechsel oder Anstellung in der Arbeit zu zeitigen, sind nicht gelungen.

Schlußfolgerungen.

1. Die Babesien verschiedener Herkunft unterscheiden sich biologisch.

2. Die unter natürlichen Umständen (Zeckenzone) erlangte Immunität ist stärker, wenn auch nicht absolut, gegen Wiederansteckung von *Babesia*, verglichen mit jenen, welche die Infektion parasitären Blutes bietet.

3. Die Unterschiedlichkeit der Babesien bleibt evident, auch bei Virus, welches gleicher lokaler Herkunft ist.

4. Die Babesien erreichen, wie sonstige Protozoen, besonders Trypanosomen und Spirochäten, unter veränderlichen spezifischen Umständen, den Charakter relativer Beständigkeit, unterscheidbar mit den empfindlichen Immunitätsversuchen.

Diese schon von Jollos bei den Trypanosomen und anderen Protozoen als wandelbare oder bleibende Modifikationen gekennzeichnete Varietäten, treten auch bei den Babesien auf. Modifikationen, die bis zu gewissen Grenzen den gegen bestimmte Antikörper des Serums widerstandsfähigen Arten ähneln, Rezidive veranlassend oder tägliche Wandlungen, wie solche zuerst von Ehrlich, später von Kudicke, Mesnil und Brimont, Neumann und Ritz, Braun und Teichmann bei den Trypanosomen, von Gonder, Levaditi und andern bei den Spirochäten bestätigt wurden.

5. Die Immunität, welche die Anaplasmainfektion zurückläßt, ist eine absolute.

Wie erklären sich diese biologische Differenzen der Babesien?

Die praktische Bedeutung dieser biologischen Differenzierung durch die Immunität der Babesien aus verschiedenen Zonen ist enorm, denn es ist die Grundlage zum Erfolg der Immunisierung, die Basis der Zuchtveredlung, auch aller Viehtransportfragen in der Zeckenzone.

Die bei den Babesien beobachteten Varietäten ihrer immunologischen Charakteristik rühren von diversen Umständen her. Die staunenswerte Leichtigkeit der Protozoen sich umzuwandeln und ihrer Umgebung anzupassen, prägen denselben charakteristische Eigenheiten auf.

Diese Modifikationen lassen sich auch künstlich erreichen durch Umwandlung der Existenzmittel.

In der Auslegung solcher Ordnung über andere vitale Erscheinungen, wie sie auch Jollos bewies, wäre zwischen flüchtigen, oder langdauernden Änderungen oder Modifikationen zu unterscheiden um zur Erkenntnis wirklicher Mutationen, beziehungsweise Arten zu gelangen.

Wenn auch diese Untersuchungen nicht an individualen Linien vervollständigt werden konnten, dürften wir doch annehmen, daß sie diesen gleichkommen und zwar auf Grund der Regelmäßigkeit der Resultate.

Zu den flüchtigen Änderungen können die beobachteten varianten der Parasiten bei verschiedenen Lebensbedingungen gerechnet werden. So gibt z. B. das in bestimmter Dosis während der Inkubation der *Babesia* injizierte Trypanblau Veranlassung zu seiner protrahierten Infektion bei morphologisch veränderten Parasiten (klein, unregelmäßiger Form, ausgesprochene Basophilie).

Diese Modifikationen sind jedoch von kurzer Dauer; schon bei der folgenden Übertragung auf ein anderes Tier sind neuerdings die Parasiten in primitiver Morphologie vorherrschend.

In dieselbe Gruppe gehören die immunologischen Unterschiede, welche wir an verschiedenen Tieren desselben Etablissements bei *Babesia* registrierten, weiter gehören hier die parasitären, bei sukzessiven Übertragungen sich ergebenden Differenzen.

Bei dem parasitären Unterschiede zwischen ein und der anderen Zone zeigen sich außer den angeführten Alterationen, bzw. flüchtigen Modifikationen, auch die bleibenden Veränderungen nach Jollos sowie die Mutationen.

Die Änderung der Babesien in ihren immunologischen Eigenschaften läßt sich mit den serum- oder arzeneifesten Arten vergleichen, von Ehrlich bei Trypanosomen, und bei Spirochäten von Gonder und Levaditi festgestellt.

Es ist bekannt, daß die gebildeten Modifikationen der Protozoen sich bei Übertragung durch die hämatophagen Wirte verlieren (*Trypanosoma Lewisi* in dem Floh — nach Gonder).

Durch die genauen Untersuchungen, welche Jollos mit den *Paramaecium* durchführte, konnte er beweisen, daß die Befruchtung, bzw. die sukzessiven Befruchtungen es sind, welche purifizierend auf die erworbenen Modifikationen der Protozoen wirken.

Bei *Tristeza* dürfen wir Ähnliches mit der Zecke voraussetzen, sofern die durch Blutinjektion erlangte Immunität eine relative ist.

Setzt man diese Tiere Zecken desselben Etablissements aus und untersucht ihr Blut, so findet man einen relativ gesteigerten Prozentsatz an Wiederinfektion, indem sich bei manchen sehr schwere Symptome der Seuche ergeben.

Die durch Injektion parasitären Blutes erreichte Immunität, modifiziert durch den Organismus des Versuchstiers, ergab, was gegen den primitiven Parasit der Zecke anbelangt, nur relative Immunität.

Nun aber ist nicht anzunehmen, daß die Unterschiede, welche sich an den Parasiten der verschiedenen Zonen untereinander beobachten lassen, nur einfache Modifikationen seien, sondern, daß solche sich mit Mutationen decken. Das heißt, es handelt sich um fortbestehende, immunologische Unterschiede der Babesien, welche sich während der einfachen Vervielfältigung (Fortpflanzung) erhalten und durch generativen Cyklus vererben.

Dies bestätigt sich nicht nur aus den Versuchen mit *Tristeza* unserer und der nachbarlichen Lande von denen wir Erwähnung machten, sondern wird auch erhellt aus den Untersuchungen an Material verendeter Tiere der Zone, das uns geboten war.

Der Transport aus einer in die andere Zone von künstlich oder natürlich immunisierten Tieren (aus der Zeckenzone stammend) verursacht Neuinfektion von *Tristeza* (*Babesia*) und sind die Zonen sehr entfernt, so ist der parasitäre Unterschied sehr groß, kann dieselbe eine akute, schwere, ja tödliche Infektion veranlassen. Ohne tiefere Kenntnis der Krankheit könnte solche als ungenügende Widerstandsfähigkeit gedeutet werden, dies ist jedoch nicht der Fall, sondern die primitive Immunität ist nicht stark genug, um einer unterschiedlichen Art von *Babesia* Widerstand leisten zu

können. Dies läßt sich an folgender Beobachtung erweisen: eine Herde, die gegen einen neuen Parasit bereits Widerstandsfähigkeit erlangte, zeigt Neuinfektionen mit schweren Folgen nach Übersiedlung in andere ferne Zone. Das wiederholt sich bei jeder neuen Überführung nach anderen Gegenden. Bei den Neuinfektionen oder Todesfällen handelt es sich stets um Babesien. Praktische Beobachtungen haben wir an einem größeren Viehtransport gemacht, bei welchem es zu schwersten Verlusten (bis zu 70 Proz.) kam.

Im allgemeinen ist der Unterschied in den Babesienarten um so größer, aus je entfernteren Zonen sie herstammen.

Diese Mutationen sind auch wichtig in anderer Hinsicht. Eine Herde, welche von einer Zeckenzone nach der anderen übergeführt wurde, mag ohne Schaden bleiben, trotzdem zeigt sich manchmal bei einigen Tieren Ansteckung und Todesfälle in der Herde. Nach gewissem Zeitraum, in $1^1/_2$—3 Monaten, ereignen sich vereinzelte Fälle von *Tristeza* (*Babesia*) mit tödlichem Verlauf im Viehstand der Zone. Der neue parasitäre Typus der eingeführten Zecke wurde zum Ursprung neuer tödlicher Wiederinfektionen unter dem primitiefen Viehstand der Zone.

So kommt es, daß z. B. bei Vieh, das von Paraguay nach Entre Rios, oder Santa Fé transportiert wurde, man in den ersten Wochen nur vereinzelte Todesfälle an der eingeführten Truppe beobachten kann, nach $1^1/_2$, 2 oder 3 Monaten die Sterblichkeit in größerer Zahl unter den der Zone angehörigen Tiere bemerkt. Sie sind sämtlich auf *Babesia* zurückzuführen, was nicht allein mit klinischen, sondern auch durch mikroskopische Belege erwiesen worden ist.

Da diese parasitären Eigenheiten konstant und erblich sind, erhalten sie sich auch bei der Übertragung durch die Zecken, indem sich in der Gegend ein neuer parasitärer Typus bildet, d. h. der Transport von Herden anderer Zonen den Zecken andersartige Parasiten übertragen kann, und so kommt es, daß in bestimmten Bezirken von Entre Rios die Wirkung der Zecken für virulenter erachtet wird, als in angrenzenden Bezirken, ein Umstand, der auf die Verschleppung von *Tristeza*-Arten ferner Zonen zurückzuführen ist.

Außer den durch äußerliche Veranlassung sich konstant neubildenden Arten, die sich wahrscheinlich in bestimmten evolutiven Perioden des Parasiten betätigen, ist es auch möglich, daß es sich um ein anderes biologisches Phänomen handelt, und zwar um die Vermischung charakteristischer Eigenschaften bei der Befruchtung der Babesien.

Wir kommen damit auf die Kreuzung oder Kombination nach Baur der *Babesia*-Arten, und zur Formation eines neuen Typus, wie sie bei Kreuzungen höherer Tiere entstehen.

Viel bleibt zu tun und zu verbessern, doch läßt sich behaupten, daß die auf Biologie und Pathogenie der *Tristeza*-Seuche angewandte Auffassung der Erblichkeit uns noch große Erfolge praktisch unmittelbarer Anwendung bieten wird.

Diese leider sehr zeitraubenden Versuche — denn jede Entwicklung einer Übertragung absorbiert Monate und selbst Jahre — erfordern konstante und peinliche Überwachung.

Beobachtungen aus der Praxis.

Ursache der Sterblichkeit an *Tristeza* im Viehstand der Zeckenzone.

I. Der Umstand des Fehlens der Zecken, oder deren spärliches Auftreten während einer oder mehreren Perioden, auch daß zeitweise die Träger der Seuche nicht infiziert waren, vermag bei noch ganz jungen, gesunden Kälbern, weder die *Tristeza*-Infektion zu verursachen, noch deren Immunität herbeizuführen, setzt aber bei neuem Auftreten infizierter Zecken der folgenden Jahre die Tiere im Alter von 18 Monaten zwei oder mehr Jahren, um so schwereren Infektionen aus.

Unter diesen Umständen erliegen die Tiere, sei es der *Babesia* oder der *Anaplasmosis.*

II. Die durch frühere Infektion erlangte Widerstandskraft währt, solange latenter Parasitismus vorhanden ist. Vorübergehende Spärlichkeit an Zecken, oder deren Nichtinfiziertsein, wodurch die Neuinokulation des Virus nicht erfolgt, bringen diese Widerstandskraft zum Verschwinden und exponiert die Tiere zu neuen tödlichen Infektionen. Es läßt sich unter Tieren von 2—4 Jahren größere Sterblichkeit nachweisen als bei älteren.

Die Todesursache ist auf *Babesia* zurückzuführen.

Wie lassen sich diese Verluste vermeiden?

In der Zeckenzone ist es angezeigt, einige Weideabteile (Potreros) mit natürlichem Graswuchs zu unterhalten, wo sich die Zecken besser entwickeln können, als in Luzernefeldern, oder solchen, welche früher zu Kulturen dienten. Die durch große Niederschläge, Überschwemmungen, oder andere der Fortpflanzung nachteilige Bedingungen verursachte Spärlichkeit der Zecken läßt sich durch

künstliche Züchtung beheben, indem man die großen (Weibchen) sammelt und in mit Watteverschluß versehenen Gefäßen an heißem Orte aufbewahrt.

Nachdem sie ihre Eier gelegt, entfernt man die trockenen Zeckenschalen. Die Larven werden den Tieren auf dem Rücken angebracht und nach 14 Tagen appliziert man denselben ein Arsenikbad, welches 8 Tage später wiederholt wird, um eine starke Infektion der Weideplätze zu vermeiden.

Die geringe Sicherheit der Übertragung der Parasiten durch die Zecke (besonders im Frühjahr pflegen sie wenig oder gar nicht infiziert zu sein), gab uns die Anregung, eine Injektion aller jungen Tiere mit anaplasmenhaltigem Blut gelegentlich ihrer Brandzeichnung zu befürworten. In dieser Weise bot sich, dank der aktiven und intelligenten Maßnahmen des Herrn Thomás Lawri der Soc. An. Comp. La Forestal Ld., bereits Gelegenheit, den effektiven Erfolg unserer Methode bestätigt zu sehen, indem derselbe damit schon bei mehr als 2570 Kälbern eine der Formen der *Tristeza*-Seuche — die Anaplasmosis — für deren ganzes Leben ausschloß.

Um Verlusten auch im zweiten Falle möglichst zu entgehen, sollte als Schutzmittel eine leichte Zeckeninfektion alle Jahre eingeleitet werden.

Im Falle tödlichen Verlaufs der Ansteckung bei einer von der Seuche mehr heimgesuchten Herde, empfiehlt es sich mit einer subkutanen Injektion von Trypanblau in 1 proz. Lösung zuvorzukommen, indem man je nach Alter — bei 1 jähr. Tieren die Dosis von 100 ccm — bei älteren bis zu 200 ccm der Lösung — an jeder Stelle jedoch nicht über 50 ccm injiziert. Die peritoneale Injektion ist ebenfalls erfolgreich bei leichter Anwendung und von rascher Wirkung; es empfiehlt sich eine Lösung von 1 : 200.

Registrierte Resultate, welche in entgegenkommender Weise uns von der Soc. An. Comp. La Forestal — Herr Thomás Lawri geboten wurden und deren musterhafte Anwendung durch Herrn Dr. Dechamps auf dem Etablissement „San Cristobal“ beweisen bis zur Gewißheit, daß das Verfahren in großem Maßstabe anwendbar und daß sich die Verluste dabei auf ein Minimum reduzieren, sofern man die Injektionen vornimmt, sobald sich die ersten Symptome zeigen.

Die intravenöse Injektion erweist sich als heilkräftiger und ist deren Anwendung, wenn nötig, zu wiederholen.

III. Todesfälle an *Tristeza* in Herden der Seuchenzone, bzw. immunisierter, die im vorhergehenden Jahre mit Zecken befallen waren.

In solchen Fällen ist der Tod auf *Babesia* zurückzuführen und zwar je nachdem auf unterschiedliche Typen derselben, sei es durch Mutation, neue Arten oder Kreuzungen solcher. Die Verluste lassen sich verhindern durch vorbeugend heilende Injektion mit Trypanblau, wie bereits erwähnt.

Hier wie bei den früheren Fällen sind auch zeckentötende Bäder anzuwenden.

IV. Sterbefälle nach Einbringung von Herden aus anderen Zeckenzonen.

Die Verschiedenheit der *Babesia*-Parasiten ist hier die Ursache des Todes. Aber nicht allein die importierte Viehherde verendet an *Babesia*, auch die einheimische erfährt, wenn auch später, das gleiche Schicksal.

Diesem Ausgang läßt sich zuvorkommen durch Injektion des heilungspendenden Trypanblau und indem man die Zecken durch Bäder reduziert.

V. Sterblichkeit unter der Viehherde, welche aus zeckenfreier Zone nach der Zeckenzone transportiert wurde.

Die Sterblichkeit steht im Verhältnis zu Alter und Rasse der Tiere, hier gravitiert die Höhe beider Umstände zum Schaden derselben. Es wird daher bei Überführungen gesunder Kälber in die Zeckenzone der Verlust ein entsprechend geringerer sein, jedoch bei zunehmendem Alter oder bei gleichzeitiger Einwirkung einer Infektionskrankheit (Maul- und Klauenseuche) ernster werden, so daß die Sterblichkeit der Herde selbst 80—90 Proz. betragen kann.

Menge und Virulenz der Zecken ist stets von größter Bedeutung, so daß bei Transporten von Kälbern von 8—12 Monaten schon Verluste von 25—30 Proz. registriert wurden.

Nichtinfizierte Zecken können Veranlassung zu irrtümlicher Annahme betreffs angeeigneter Widerstandsfähigkeit geben.

Wie lassen sich obige Verluste vermeiden?

I. Sollten über 1 Jahr alte Tiere nicht nach der Zeckenzone transportiert werden,

II. ist die Immunisation der Tiere bis zu einem Jahre durchzuführen,

III. durch Behandlung der erkrankten Tiere mit Trypanblau während der ersten Periode der *Tristeza*, unterstützt durch Laxativen, grüne Weide und die Zecken bekämpfende Bäder.

Während der *Anaplasmosis* empfiehlt es sich, der Tränke ein Laxativ beizufügen, die Tiere in Ruhe zu halten, vor der Sonne zu schützen und ihnen grüne Weide zu bieten. Man verfügt in dieser Periode leider momentan über kein wirksames Schutzmittel gegen den Parasiten.

Immunitätsverfahren bei Zuchtvieh.

1. Die einmal erworbene Immunität gegen *Anaplasma* hat vollkommene Wirksamkeit fürs ganze Leben, indem solche gleichzeitig universell ist, denn sie schützt gegen Ansteckung der Anaplasmen auch in den angrenzenden Ländern unserer Republik.

2. Die den Zuchttieren nach irgendwelcher Methode übertragene Immunität gegen *Babesia* ist, in Anbetracht der Veränderlichkeit des Parasiten, nicht allgemein für alle Zeckenzonen und empfiehlt es sich, um Verluste zu vermeiden, von dem vorzüglichen Schutzmittel des Trypanblau Gebrauch zu machen.

Wir verfuhren bei der Immunisation von Zuchttieren in folgender Weise:

Beginnen wir mit Tieren die im Alter 1 Jahr nicht überschreiten, besser noch mit säugenden, von 3—5 Monaten, und zwar mit ausschließlich anaplasmahaltigem Blut.

In dieser Periode ist es ratsam, von einer *Babesia*-Infektion abzusehen, um schwächende Zustände, welche dem Tiere nachteilig würden, zu vermeiden.

Die zweite Injektion muß *Babesia* und *Anaplasma* enthalten, sofern es möglich, solche aus der Zone zu erlangen, wohin die Tiere gebracht werden und indem man mit Trypanblau einer tödlichen *Babesia*-Infektion zuvorkommt.

Eine letzte Immunisation mit Zecken desselben Kamps in Verbindung mit Trypanblau, wird die Methode vervollständigen. Jedes Jahr wäre eine in mäßiger Proportion gehaltene Zeckeninfektion vorzunehmen.

Falls Transporte nach verschiedenen Zonen vorlägen, oder auch nach solchen Zonen von welchen *Tristeza*-Virus nicht zu erhalten ist, empfiehlt sich eine dritte Injektion mit einer Mischung parasitären Blutes, deren Resultat mit Trypanblau zu kontrollieren ist.

Auf diese Weise wird sich eine gründliche, zuverlässige Immunität erreichen lassen, die entsprechend der bestimmten Zone ihren Maximalwert repräsentiert.

Sollte es sich um Tiere handeln, die nach verschiedenen, konstant neuen Infektionen anderer *Babesia*-Arten ausgesetzten Zonen

zu transportieren sind, so wäre denselben jede 14 Tage eine Injektion mit Trypanblau zu applizieren, bis die Tiere ihren neuen Bestimmungsort erreichten.

Jeder Viehzüchter einer Zeckenzone muß unbedingt über die Seuchenkrankheit genau orientiert sein und Kenntnisse aller Einzelheiten in betreff der Immunisation sowie der Krankheitsentwicklung selbst haben, um seine Herden mit Erfolg schützen und seuchenfrei machen zu können, heute um so mehr in Rücksicht des unabweisbaren Bedürfnisses der Rassenverfeinerung, als Faktor von höchster Bedeutung für diese Gebiete.

In solcher Voraussetzung unternehmen wir es, in praktischer Anschauung Ursache und Präventiv der Sterblichkeit zu untersuchen und zu schildern.

Bei Schluß unseres ersten experimentellen Beitrags zum Studium der *Tristeza bovina*, ist es für uns eine angenehme Pflicht, auch der wirksamen Unterstützung und Mitarbeit der Herren Doktoren E. Barrionnevo, J. Durrieu, D. Irianni, S. Pavé, B. Rivera und U. Vagni dankbarst Erwähnung zu tun. Ebenso wissen wir den Herren Hacendados Francisco Barreto, Roberto Dowdall, Juan M. Gutierrez, Tomás Lawri, Mac Loughlin, Benito Legeren und Luis Prieto für die uns gewährte freundliche Mithilfe und Unterstützung allerbesten Dank.

Allgemeine Schlußfolgerungen.

In allen Zeckenzonen (Boophilus Microplus, Canest., Lah.) finden sich bei den Rindern, sowohl Babesien wie Anaplasmen.

Die Inokulation parasitären Blutes ergibt, frühestens innerhalb 3, spätestens in 18 Tagen die Invasion der Babesien, dagegen treten die Anaplasmen erst in 17—38 Tagen auf.

Bei Babesieninfektion vermindert sich die Inkubationszeit im Falle man intravenöse Injektionen vornahm, dagegen fördert die Menge injizierten Blutes die Periode der Inkubation nicht auffallend.

Beim *Anaplasma* reduziert sich die Inkubationsperiode um so mehr, je größer das Quantum des injizierten Blutes war.

Die Wahl des Injektionsmodus hat keinen Einfluß auf die Periode der Inkubation.

Unter den verschiedenen Provenienzen geprüfter Virusarten lassen sich keinerlei beständige morphologische Unterschiede nachweisen, die eine Artunterscheidung gestatteten (Babesien).

Bei Babesien der Rinder, welche neuer Infektion nicht ausgesetzt sind, ist die latente Infektion von begrenzter Dauer und zwar

beschränkt sie sich in einzelnen Fällen auf 5, gewöhnlich aber auf 10 Monate bis zu 1 Jahr, wonach spontane Heilung eintritt.

Bei *Anaplasma* ist die latente Infektion wahrscheinlich unbegrenzt (6jährige Beobachtungen).

Die unter gewöhnlicher Bedingung im Tierblut vereinten Babesien und Anaplasmen können nach verschiedenen Verfahren voneinander getrennt werden,

a) durch vorzeitige Übertragung von einem eben infizierten Rind auf ein anderes seuchenfreies (Isolierung der *Babesia*);

b) durch Injektion abnehmender Mengen Blutes (Isolierung der Babesien und Anaplasmen);

c) durch die progressive Zerstörung der Babesien in Tieren die Neuinfektionen nicht ausgesetzt waren (Isolierung von *Anaplasma*).

Das *Anaplasma*-Virus ist den roten Blutkörperchen anhaftend, das reine Serum ermangelt der Infektionskraft.

Die Hämolysis, bei Anwendung von hypotonischer Salzlösung, zerstört das *Anaplasma*-Virus rasch.

Wiederholte Injektionen von Blutkörperchenschatten (hämolisiertes Blut) die mit *Anaplasma*-Virus beladen waren, lassen beim Rinde keinen Widerstand gegen eine spätere Infektion zurück.

Das Rinderserum besitzt bei latenter Infektion von *Tristeza* für die Babesien lytische Eigenschaften, doch nicht für Anaplasmen.

Immunität.

Zwischen Babesien und Anaplasmen besteht keine Immunität.

Die nach einer *Anaplasma*-Infektion erlangte Immunität einer Zone bleibt aktiv auch für irgendeine andere innerhalb oder außerhalb der Republik.

Die nach einer *Babesia*-Infektion erzeugte Immunität einer Zone ist ungenügend für eine andere.

Versuche erwiesen die biologischen Unterschiede der Babesien von einer Provinz oder Departement zum andern, ja in ein und demselben Etablissement, von einer Viehweide zur andern, sogar von einem Tier zum andern, in demselben Gehege, auch finden sich Variationen in derselben Übertragung durch diverse Rinder.

Die Infektion zweier Rinder durch Zecken die demselben Satz von Eiern entstammten, ergibt biologische Differenzen der Babesien beider Tiere.

Ähnlich den verschiedenen Protozoen, Spironemen und Trypanosomen werden bei den Babesien „dauernde“ sowie „vorübergehende Modifikationen“ angetroffen.

Kleinere Mitteilungen.

Neue oder wenig bekannte Protisten. XV.

Neue oder wenig bekannte Flagellaten. XIII.

Zusammengestellt von
A. Pascher.

(Hierzu 16 Textfiguren.)

Dimorpha tetramastix Penard.

Penard, E.: Studies on some Flagellata. Proceed. of the acad. of nat. scienc. of Philadelphia 1921 Part. I. p. 111, Taf. V. Fig. 4—6.

Zelle formveränderlich, kugelig bis verkehrteiförmig, nackt, doch granuliert. Außenplasma mit den erwähnten Granula deutlich differenziert vom helleren Entoplasma; doch ist hier die Differenzierung nie so stark wie bei Heliozoen. Im amöboiden Zustande mehr oder weniger kugelig, mit nach allen Seiten hin ausstrahlenden langen, feinen Axopodien, die nach vorn an Zahl abnehmen und die bis 2 mal so lang werden als der Durchmesser der Zelle ist. Auch hier sind deutliche Granulationen in den Pseudopodien zu sehen, wenn sie auch kleiner und heller sind als bei Heliozoen; diese Granula sind bei ganz ausgedehnten Axopodien viel kleiner als bei kontrahierten.

Im monadoiden Zustande ist der Organismus eiförmig bis ver-

kehrteiförmig mit vier apikalen Geißeln, die gleichlang und annähernd körperlang sind und paarweise zusammenstehen.

Länge des monadoiden Stadiums über 37 μ, des rhizopodialen Stadiums etwas kürzer: 30—33 μ. (Fig. A 1 a, 1 b.)

Bei *Dimorpha tetramastix* Penard ist das Zentralkorn, aus welchem die Axopodien radiär auszutreten scheinen, sehr deutlich; ebenso die Hülle um dies Zentralkorn, bestehend aus sehr kleinen, gelblichen, im optischen Schnitt kranzförmig angeordneten Körnchen, die radiär mit den Achsenfäden der Axopodien in Beziehung stehen.

Die Ernährung erfolgt animalisch, und zwar ist sie nach Penard sehr spezialisiert; es ist immer die Ciliate *Balanitozoon*, die an den Axopodien kleben bleibt, wahrscheinlich sofort getötet wird, das Axopodium schmiegt sich dicht der Ciliate an und hüllt es ganz ein; die Ciliate schwillt an, zerteilt sich in zwei Stücke, das eine tritt in den Körper der Dimorpha ein, das andere zerteilt sich wieder, wird aufgenommen und verdaut. Das geschieht sehr rasch: in 3 Minuten ist das Infusor zerteilt und aufgenommen.

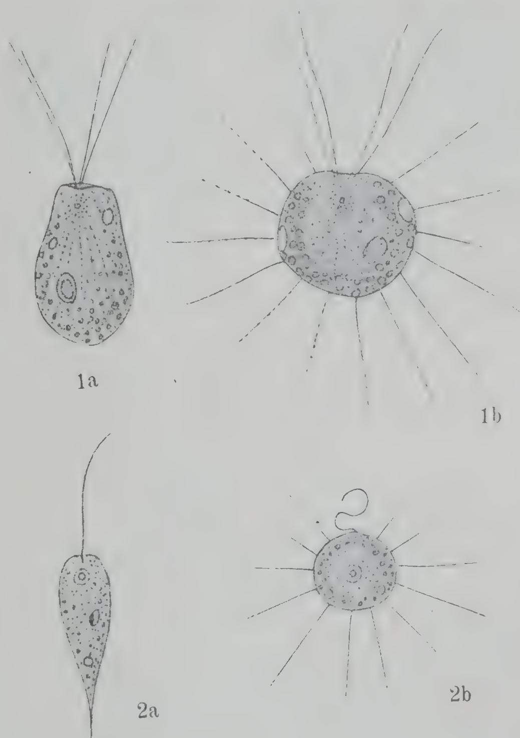


Fig. A.
1 *Dimorpha tetramastix* Penard.
a monadoid, b rhizopodial.
2 *Dimorpha monomastix* Penard.
a monadoid, b rhizopodial.

Penard betont im Gegensatz zu Schouteden und Blochmann, daß der Kern nicht der früher beschriebene Zentralkörper ist; er kommt normalerweise überdeckt durch aufgenommene Nahrung, durch leichten Druck zur Ansicht. Ebenso

kommen die kontraktilen Vakuolen, die gewöhnlich in der Mehrzahl vorhanden sind, nicht leicht zur Beobachtung.

Dimorpha monomastix Penard.

Penard a. a. O. p. 116, Taf. V Fig. 7, 8.

Zelle hyalin und farblos. Die oberflächliche Partie des Plasmas voll Granula, Nahrungspartikelchen und die zentrale hellere Zone sehr verdeckend. In dieser der rundliche mit einem deutlichen Nucleolus versehene Kern. In dieser Zentralzone wahrscheinlich ein übrigens nicht beobachtetes Zentralkorn. Mehrere kleine kontraktile Vakuolen, eine große, die ersteren wohl die Nebenvakuolen dieser. Peripher radiär ausstrahlend zahlreiche relativ kurze Axopodien, die etwa $1^1/_2$ mal länger als die Zelle ist. Auch die einzige Geißel nur mäßig lang, doch relativ derb und sehr dick, in der Ruhelage gekrümmt, sich von Zeit zu Zeit aufrollend.

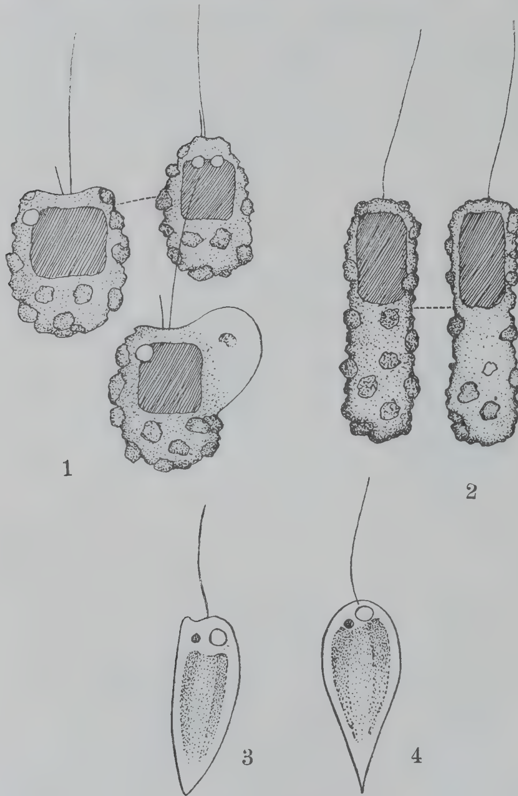


Fig. B.
1 *Ochromonas aspera* Playfair.
2 *Chromulina cylindracea* Pascher.
3 *Chromulina cuneata* Playfair.
4 *Chromulina pyriformis* Playfair.

Im beweglichen Flagellatenstadium ist der Organismus verkehrt ei-birnförmig und basal, oft lang und dünn ausgezogen, während die Geißel apikal anscheinend in einer leichten Vertiefung des abgerundeten Vorderendes inseriert. Auch der Kern liegt dann mehr vorn und ist sehr deutlich umgeben von kleinen hyalinen Granula.

Im Monadenstadium kann der Organismus ebenfalls lange verbleiben, die Umwandlung ins rhizopodiale Stadium erfolgt sehr

rasch innerhalb weniger Sekunden. Die Schwimmbewegung erfolgt sehr rasch.

Länge (Flagellatenstadium) 18 μ, rhizopodiale Phase 10 μ. (Fig. A 2a, 2b.)

Chrysomonadinae.

Ochromonas aspera Playfair.

Playfair G. L.: Australian freshwater Flagellates. Proceed. Linn. Soc. New. South. Wal. XLVI, 1921, p. 112. Taf. I Fig. 14—15.

Zellen zusammengedrückt mit deutlicher Breit- und Schmalseite. Von der Breitseite aus gesehen breit eiförmig, basal breit abgerundet, vorn abgestutzt, bis ausgerandet. Von der Schmalseite gesehen, schmäler eiförmig, vorn nicht ausgerandet, oft stark spitz. Hautschicht sehr zart, vielleicht fehlend, doch mit großen „Körnern" bedeckt. Chromatophoren 2 (?), gelbgrün, undeutlich. Zwei kontraktile Vakuolen, seitlich am vorderen Rande gelegen. Stigma fehlt.

Länge 8—10 μ. (Fig. B 1.)

Australien: Byron Bay.

Playfair spricht im Texte von *flagello singulo*, bildet aber deutlich eine Nebengeißel ab.

Die Körnchen auf der Hautschicht scheinen vielleicht identisch zu sein mit den blasigen Vortreibungen der Hautschicht wie sie Klebs bei *Ochromonas crenata* und neuerdings auch Scherffel bei einer anderen Art gefunden hat.

Chromulina cylindracea nov. comb. Pascher.

Playfair G. L. a. a. O. p. 112 (als *Ochromonas cylindracea* Playfair).

Zellen lang walzlich, nicht von der Seite zusammengedrückt, in beiden Enden breit abgerundet, in der Mitte leicht eingeschnürt, ebenfalls mit großen Körnern, die wahrscheinlich ebenfalls die vorstehend erwähnten blasigen Vortreibungen der Hautschicht sind, versehen. Hautschicht sehr zart oder vielleicht fehlend. Chromatophoren 2 (?), gelbgrün, mehr vorn gelegen. Stigma fehlt. Geißel nicht ganz körperlang.

Australien: Byron Bay. (Fig. B 2.)

Playfair bildet hier nur eine einzige Geißel ab und spricht auch nur von einer. Da *Ochromonas* aber durch eine kurze Nebengeißel charakterisiert wird, so muß die Playfair'sche Art, die

Richtigkeit der Beobachtung vorausgesetzt, zu *Chromulina* gestellt werden.

Chromulina pyriformis Playfair a. a. O. p. 107 ist wahrscheinlich identisch mit *Chromulina nebulosa* Cienkowsky.

Chromulina pyriformis Playfair.

Playfair a. a. O. p. 107, Textfig. 1 f.

Zellen verkehrt eiförmig, vorn breit abgerundet, bald lang und spitz ausgezogen, mit einem großen wandständigen Chromatophoren und punktförmigen, am Vorderrande des Chromatophoren gelegenen Augenfleck.

Länge 11—12 μ, $5^1/_2$ μ. (Fig. B 4.)

Sehr unvollständig beschriebene Form. Besser ganz zu streichen.

Chromulina cuneata Playfair.

Playfair G. L. a. a. O. p. 107, Fig. F.

Unvollständig beschriebene Art. Zellen viel länger als breit, keilförmig, vorn abgestutzt und einseitig ausgerandet, basal spitz, mit einem Chromatophoren und einem vorn gelegenen Augenflecke.

Länge 12, Breite $3^1/_2$—4 μ. (Fig. B 3.)

Lismore.

Vielleicht keine *Chromulina*, vielleicht *Ochromonas* mit übersehener Nebengeißel. Besser ganz zu streichen.

Scintilla Playfair.

Playfair: Austral. freshwat. Flagellatae. Proceedings of the Lin. Soc. New S. Wal. Bd. XLVI. Part 1 (1921), p. 110. Taf. III Fig. 12—15.

Kleine Monaden, die mehr oder weniger eiförmig sind; Membran sehr zart, kahl, ohne jede Skulptur. Zwei wandständige Chromatophoren und zwei sehr dünne Geißeln. Kein Stigma; kontraktile Vakuolen zwei, basal gelegen.

Unvollständig beschriebene Gattung von völlig unsicherer Stellung.

Scintilla chlorina Playfair.

Playfair a. a. O. p. 110. Taf. II Fig. 12—14.

Zellen ei- bis fast keilförmig, basal breit abgerundet, vorn leicht abgeflacht und oft sehr seicht ausgerandet; Membran ungemein zart, kahl. Chromatophoren gelbgrün; Geißeln sehr zart.

Länge $7^1/_2$—21 μ, Breite $4^1/_2$—$12^1/_2$ μ. (Fig. C 1, Fig. D 5.)

Byron Bay.

Scintilla splendida Playfair.

Playfair a. a. O., p. 110. Fig. 15.

Zellen breit eiförmig, gegen das abgeflachte Vorderende, leicht verschmälert. Vorn ganz seicht ausgerandet. Membran etwas derberals bei *Scintilla chlorina*, ohne jede Skulptur. Ohne Stigma. Chromatophoren dunkelgraugrün.

Länge 31 μ, Breite 19 μ. (Fig. C 2.)

Lismore.

Ich kann mir über die Verwandtschaft der Gattung keine Vorstellung bilden. Vielleicht handelt es sich um Isochrysidalen, Chrysomonaden mit zwei gleichlangen Geißeln, vorausgesetzt, daß die Beobachtungen Playfair's zutreffend sind.

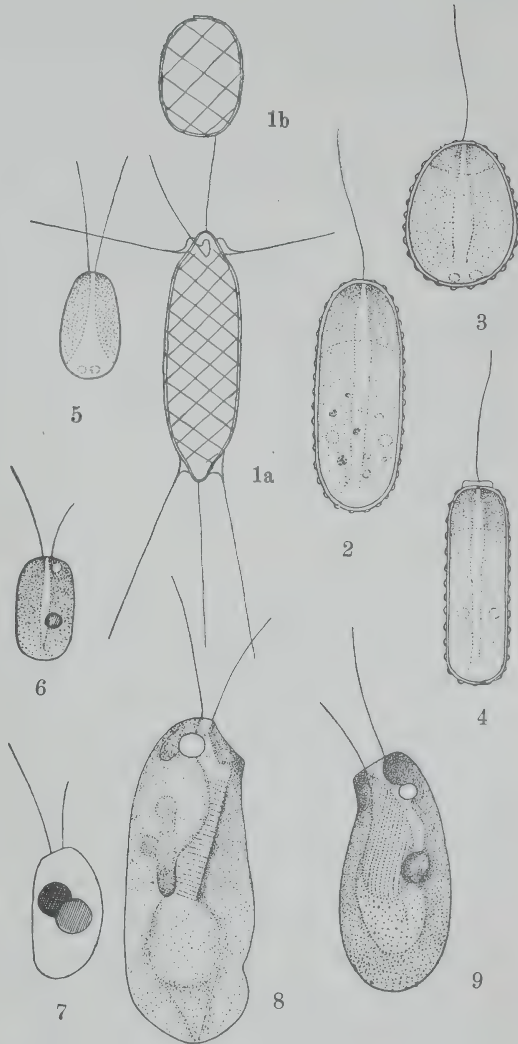


Fig. D.

1 a u. b *Mallomonas splendens* Playfair; 2 *Mallomonas australica* Playfair; 3 *Mallomonas australica* Playfair var. *subglobosa;* 4 *Mallomonas australica* Playfair var. *gracillima;* 5 *Scintilla chlorina* Playfair; 6 *Chroomonas oblonga* Pascher; 7 *Chroomonas gemma* Pascher; 8 *Cryptomonas maxima* Playfair; 9 *Cryptomonas ampulla* Playfair.

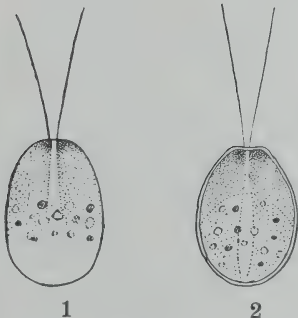


Fig. C.

1 *Scintilla chlorina* Playfair.
2 *Scintilla plendida* Playfair.

Mallomonas splendens (G. S. West) Playfair.

Playfair G. L. a. a. O. p. 108 = *Lagerheimia splendens* G. S. West, Algae Jan Jean Reservoir p. 74, Taf. 6 Fig. 4—8.

Zellen ellipsoidisch bis walzlich, beiderseits deutlich verschmälert oder bei kurzen Formen breit abgerundet. Schuppen in deutlichen Schrägreihen, der Oberfläche ein gekreuztes Streifensystem verleihend. Beschaffenheit der Schuppen unbekannt. Borsten nur an den beiden Enden, in sehr geringer Zahl (4, ob immer) mit deutlich verdickter Basis aufsitzend, die basalen schräg nach hinten, die vorderen fast quer zur Längsrichtung der Flagellaten stehend, etwas kürzer als die Zelle. Nach West ein großer seitenständiger Chromatophor.

Länge 70—56 μ, Breite 9—13, Borsten 16—36 μ. (Fig. D 1 a, b.)

Die Varietät *pusilla* Playfair a. a. O. ist viel kürzer, breit ellipsoidisch und beiderseits breit abgerundet und hat keine Borsten. Sie wird nur 10—17 μ lang und 8—$12^1/_2$ μ breit. Mir scheint diese Varietät sehr unklar. Möglicherweise handelt es sich um encystierte Individuen, die sich bei der Cystenbildung kontrahiert haben (Fig. D 1 b).

Diese *Mallomonas*-Art wurde zuerst im fixierten Zustand und dadurch grün gefärbtem Chromatophoren von G. S. West beobachtet und als Grünalge (*Lagerheimia splendens*) beschrieben. Sie gehört mit einer ganzen Reihe von *Mallomonas*-Arten in einer engen Gruppe zusammen, aus der ich erwähne: *Mallomonas genevensis* Rehfous, *Mallomonas pulcherrima* (Stokes) Lemmermann; *Mallomonas cylindracea* Pascher, vielleicht auch *Mallomonas producta* Iwanoff. Vielleicht gehört auch *Mallomonas litomesa* Stokes, die ebenfalls von Playfair in Australien wieder gefunden wurde, hierher.

Mallomonas australica Playfair.

Playfair a. a. O., p. 109. Taf. II Fig. 5.

Zellen ausgesprochen walzlich bis ausgesprochen eiförmig, beiderseits breit abgerundet. Membran hyalin stark verdickt, mit kleinen in Reihen stehenden Warzen versehen. Borsten nicht beobachtet, Die Fam. *gracillima* ist gestreckt cylindrisch, die Fam. *subglobosa* breit eiförmig.

Länge 20—27 μ, Breite 10—16 μ. (Fig. D 2, 3, 4.)

Sydney, bot. Garten, Botany, usw.

Ganz unsicherer Organismus. Es ist zweifelhaft, ob es sich um eine *Mallomonas*-Art handelt. Es sind keine Schuppen angegeben,

wie auch keine Borsten. Der Organismus kann gerade so gut zu den Chromulinen gehören, für die bereits mehrere Formen mit derber Hautschicht, die mit regelmäßig verteilten Warzen versehen sind, bekannt geworden sind (*Chromulina verrucosa*, *Ch. Pascheri*, *Ch. pyrum*).

Cryptomonadinae.

Cryptomonas ampulla Playfair.

Playfair a. a. O. p. 114, Taf. II Fig. 24.

Von der Breitseite gesehen breit, fast beutelförmig, eiförmig, mit gleichmäßig sanft gebogener Rückenlinie und einer Bauchkontur, die unter dem Vorderende leicht eingezogen, so daß die einseitige Beutelform des Organismus zustande kommt. Basalende breit abgerundet. Zwei (?) Chromatophoren, grünbraun. Kontraktile Vakuole vorn gelegen. Schlund breit und sackförmig bis über die Zellmitte herabgehend. Augenfleck und Geißeln kürzer als der Protoplast.

Länge 50 μ, Breite 23 μ. (Fig. D 9.)

Lismore.

Cryptomonas maxima Playfair.

Playfair a. a. O. p. 114, Taf. II Fig. 25.

Auffallend große Form mit gleichmäßig gebogener Rückenkontur, basal stumpf, Bauchkontur über dem Basalende etwas eingezogen und dann gleichmäßig geschwungen zum Vorderende verlaufend, das scharf abgeschrägt ist. Chomatophor braungrün. Geißeln viel kürzer als die Zelle. Es fehlen die Angaben über kontraktile Vakuolen, Stigma, Schlund.

Länge 50—70 μ, Breite 22—28 μ. (Fig. D 8.)

Rotany, Lismore.

Chroomonas gemma nov. comb. Pascher.

Cryptomonas gemma Playfair a. a. O. p. 115, Taf. II, Fig. 27.

Cryptomonas ovata-ähnlich, mit fast gerader Bauchseite und gewölbter Rückenseite, basal abgerundet, Vorderende abgeschrägt, mit fast körperlanger Hauptgeißel. Chromatophoren zwei, klein, kugelförmig, blaugrün, annähernd äquatorial gelagert.

Unvollständig beschrieben. Diese Art gehört wegen der blauen

Chromatophoren zu *Chroomonas*, wenn nicht eine ganz andere Erklärung notwendig werden wird.

Länge 20 μ. (Fig. D 7.)

Lismore.

Chroomonas oblonga nov. comb. Pascher.

Cryptomonas oblonga Playfair a. a. O. p. 115, Taf. II Fig. 28.

Zellen klein, länglich, beiderseits abgerundet, vorn kaum abgestutzt, mit fast parallelen Seitenkonturen. Kein Stigma. Kontraktile Vakuole vorn gelegen. Zwei verwaschen blaugrüne Chromatophoren.

Länge 11 μ, Breite 6 μ. (Fig. D 6.)

Lismore.

Unvollständig beschrieben. Vielleicht gar nicht zu den Cryptomonaden, gewiß aber nicht zu *Cryptomonas* gehörig.

Chroomonas caudata Geitler.

Geitler, L., Österr. Bot. Zeitschrift 1924, p. 246.

Protoplast in der Form eines leicht gekrümmten Kegels mit einem hyalinen, bauchseitig gekrümmten, verschmälerten Ende, vom Rücken gesehen stark kegelförmig. Vorderende schwach ausgerandet. Längsfurche seicht, oft undeutlich, Körnchenbesatz nicht konstant oder regelmäßig. Ein Chromatophor, groß, wandständig, das Vorderende und Hinterende nicht auskleidend, sondern hyalin lassend. Auf der Rückenseite ein großes Pyrenoid, das auf der gegen das Innere zugewendeten, gewölbteren Seite vier (ob immer?) Stärkekörner abscheidet. Abgelöste Stärkekörner meist mehrere in der Zelle. Vorn eine kontraktile Vakuole. Hauptgeißel annähernd körperlang.

Länge 9—12 μ, Breite 3—4,5 μ.

(Fig. E.)

Aus dem Warmwasserbecken der biologischen Station in Lunz.

Eugleninae.

Cryptoglena australis Playfair.

Playfair a. a. O. p. 116, Taf. V Fig. 18.

Zellen breit eiförmig, beiderseits breit abgerundet, fast kugelig und nach vorn kaum verschmälert mit etwas flacherem Vorderende.

Von der Seite schmäler elliptisch. Lange Geißel, Stigma auf der Furchenseite. Chromatophoren plattenförmig, glänzend grün.

Länge 13 μ, Breite 10 μ. (Fig. F 2.)

Lismore.

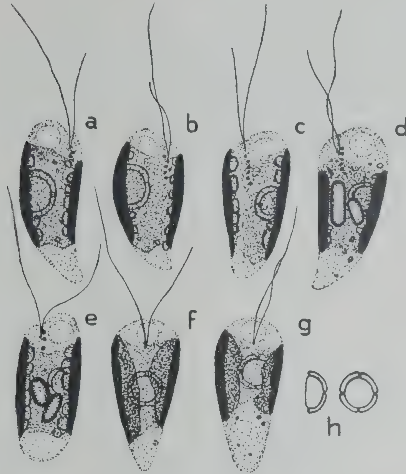


Fig. E.

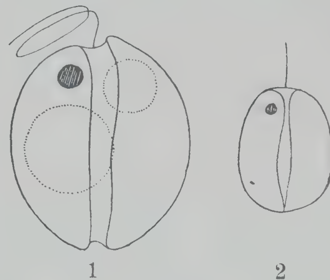


Fig. F.

Fig. E. *Chroomonas caudata* Geitler; a—e verschiedene Formen von der rechten, wie der linken Seite; f, g von der Rückseite; h Pyrenoid mit Stärkekalotten von der Seite, wie auch von oben (nach Geitler).

Fig. F. 1 *Crytoglena phacoidea* Playfair; 2 *Cryptoglena australis* Playfair.

Cryptoglena phacoidea Playfair.

Playfair a. a. O. p. 110, Fig. 19.

Zellen von der Breitseite fast kreisrund, gegen das Hinterende ein wenig verschmälert, beiderseits am Ende der Furche ausgerandet. Von der Seite gesehen einseitig konvex, linsenförmig. Zwei Paramylonherde, der eine größer, der andere kleiner. Stigma groß.

Länge 21 μ, Breite 17 μ. (Fig. F 1.)

Lismore.

Beide Arten sehr unvollständig beschrieben, vielleicht gar nicht zu *Cryptoglena* gehörig.

Colacium elongatum Playfair.

Playfair a. a. O. p. 116, Taf. III Fig. 4—6.

Festsitzende Zelle, gestreckt walzlich-eiförmig, gegen das vordere (dann unten befindliche) Zellende verschmälert, basal (oben) abgerundet, mit einem relativ kurzen Gallertstiele verfestigt. Im be-

weglichen Zustand gestreckt zylindrisch, in der Mitte ein wenig taillenartig eingezogen, beiderseits verschmälert spitz. Stigma strichförmig, Geißel nicht ganz körperlang. Chromatophoren groß, elliptisch, in nicht sehr großer Zahl. Zwei kontraktile Vakuolen am Vorderende.

Länge der festsitzenden Zellen 12—23 μ, Breite 5—13 μ.

Länge der beweglichen Zellen 15—18 μ, Breite 4 μ. (Fig. G.)

Auf *Cyclops*, *Macrothrix*. Unterscheidet sich von *Colacium vesiculosum* schon durch die Form der Zellen.

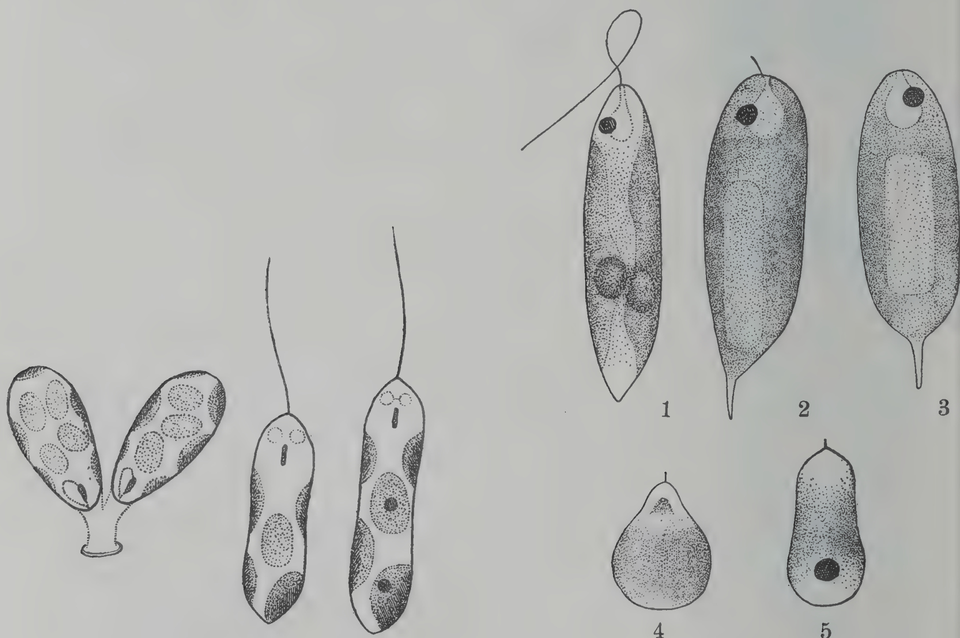


Fig. G. *Colacium elongatum* Playfair.
Fig. H. 1 *Euglene vivida* Playfair; 2, 3 *Euglene pusilla* Playfair; 4 *Euglene guttula* Playfair; 5 *Euglene guttula* Playfair var. *elongata*.

Euglene guttula Playfair.

Playfair a. a. O. p. 122, Taf. IV Fig. 17.

Eine sehr kleine Art, kurz birn-eiförmig oder etwas gestreckt, fast breit flaschenförmig, basal abgerundet, vorn stumpflich. Geißel sehr lang. Chromatophor nach Playfair in der Form eines einzelnen, dünnen, wandständigen, äquatorialen Randes. Bei den gestreckten Formen tritt basal ein größerer brauner Fleck auf (vielleicht basal gelegenes Stigma).

Länge 18—19 μ, Breite 14—17 μ. (Fig. H 4, 5.)
Guildford, Lismore.
Ist vielleicht bei genauerem Studium aus *Euglene* herauszuheben.

Euglene vivida Playfair.

Playfair a. a. O. p. 122, Taf. IV Fig. 19.

Ebenfalls sehr kleine Form, plump, walzlich, basal, rasch zugespitzt, vorn stumpf. Geißel körperlang. Mit einem einzigen dünnen, großen, wandständigen, die Protoplasten bis auf die freien Enden auskleidenden Chromatophoren, der zwei große Pyrenoide hat. Stigma klein, vorn gelegen. Es konnten keine Paramylonkörner oder Stäbchen gesehen werden.

Länge 30—32 μ, Breite 7 μ. (Fig. H 1.)
Lismore.

Euglene pusilla Playfair.

Playfair a. a. O. p. 123, Taf. IV Fig. 20, 21.

Plumpe walzliche Form, die basal rasch in einem kurzen hyalinen Stachel zusammengezogen ist. Vorn stumpf. Chromatophor in mehrere große, zerstreute Schollen aufgelöst, bei den kürzeren Formen ein mächtiges Paramylonkorn, bei der größeren leicht gekrümmten (var. *longa* Playfair) zwei solche Paramylonkörner. Vielleicht geißellos.

Länge 26—30—70 μ, Breite 9—12 μ, Schwanz 3—7 μ. (Fig. H 2, 3.)
Lismore.

Phacus inflatus Playfair.

Playfair a. a. O. p. 124, Taf. V Fig. 12, 13.

Dem *Phacus pleuronectes* nahestehend, doch viel kleiner und gewissermaßen aus zwei ungleichen, aufgetriebenen, unsymmetrischen Lappen, der eine mehr in die Länge, der andere mehr der Quere nach gebildet. Am längsten Lappen ein kurzer Stachel. Ein großer Paramylonring im Längslappen. Sonst wie diese ganze *Phacus*-Gruppe.

Länge 25—32 μ, Breite 22—23 μ. (Fig. J 1.)
Lismore.

Phacus lismorensis Playfair.

Playfair a. a. O. p. 125, Taf. V Fig. 14.

Große Art, lang verkehrt eiförmig, die eine Hälfte sehr groß und halbkreisförmig über die Geißelinsertionsstelle hinaus vorgezogen,

die andere klein und ohne diese Vorziehung, dadurch sehr unsymmetrisch und schief. Basal in einen langen schiefen Stachel verschmälert, der oft rechtwinklig abgebogen ist.

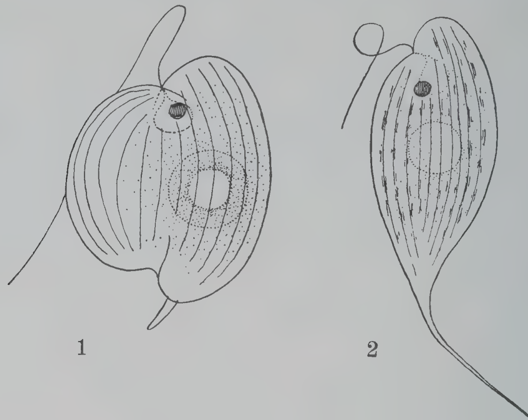


Fig. J.
1 *Phacus inflatus* Playfair; 2 *Phacus lismorensis* Playfair.

Periplast gestreift, sonst wie die ganze *Phacus*-Gruppe.
Länge 54 μ, Breite 18 μ, Stachel 40 μ. (Fig. J 2.)
Lismore.

Lepocinclis cymbiformis Playfair.

Playfair a. a. O. p. 125, Taf. VI Fig. 3, 4.

Zellen gestreckt ellipsoidisch bis fast walzlich, basal in einen spitzen oder stumpfen Stachel verschmälert, vorn ebenfalls verschmälert und manchmal leicht vorgezogen, abgstutzt. Unvollständig beschrieben, Paramylon? Geißel? Chromatophor.

Länge 30—34 μ, Breite 8—11 μ. (Fig. K 3, 4.)

Lepocinclis capitata Playfair.

Playfair a. a. O. p. 128, Taf. VI Fig. 5, 6.

Sehr gestreckt verkehrt eiförmig bis spindelförmig, basal lang und bogig in einen langen hyalinen Stachel verschmälert, der manchmal etwas abgesetzt ist. Vorn förmlich kopfig vorgezogen und dann abgestutzt. Periplast mit 6—8 Längsrippen.

Länge 45—60 μ, Breite 10—14 μ. (Fig. K 5, 7.)
Botany, bot. garden Sydney, Lismore.

Lepocinclis costata Playfair.

Playfair a. a. O. p. 128, Taf. VI Fig. 7, 8.

Gestreckt bis breit ellipsoidisch, basal mit einem kurzen abgesetzten Stachel, vorn kaum verschmälert und gerade abgestutzt, ohne jede Vorziehung. Periplast mit 8—10 Längsrippen. Kommt auch in einer breiteren Form vor (var. *obesa*).

Länge 26, Breite 10—12—14 μ. (Fig. K 1, 2.)

Auburn, Guildford, Myrallah, Lisborne.

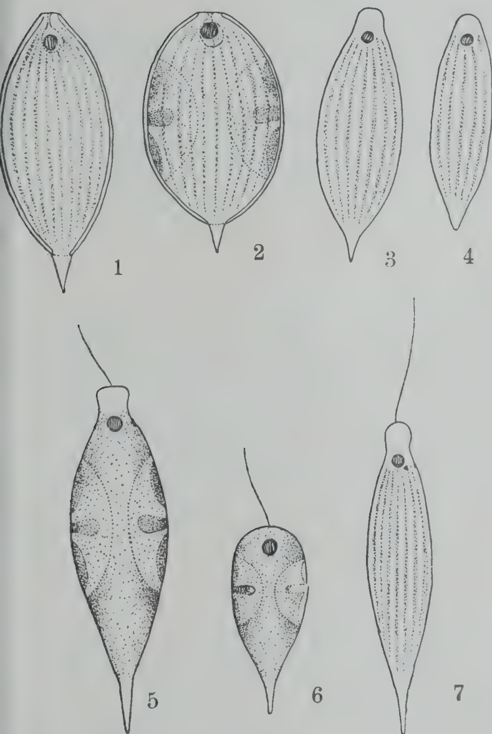


Fig. K.

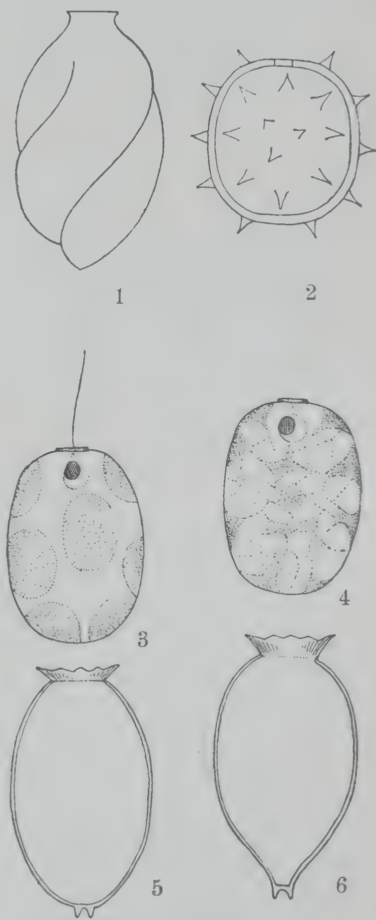


Fig. L.

Fig. K. 1 *Lepocinclis costata* Playfair; 2 *Lepocinclis costata* Playfair var. *obesa*; 3, 4 *Lepocinclis cymbiformis* Playfair; 5, 7 *Lepocinclis capitata* Playfair; 6 *Lepocinclis paxilliformis* Playfair.

Fig. L. 1 *Trachelomonas spiralis* Playfair; 2 *Trachelomonas paucispinosa* Playfair; 3, 4 *Trachelomonas ovalis* Playfair; 5, 6 *Trachelomonas coronata* Playfair.

Lepocinclis paxilliformis Playfair.

Playfair a. a. O. p. 129, Taf. VI Fig. 10—11.

Zellen kurz oder länger walzlich, bis leicht verkehrt eiförmig, basal aber aus der halben Körperlänge oder kürzer lang und bogig in einen dünnen schwanzartigen Endteil verlängert, der nicht scharf abgesetzt ist. Dadurch in der hinteren Körperhälfte fast geschwungen kegelförmig.

Länge 20 μ, Breite 8 μ. (Fig. K 6.)

Guildford, Potts Hill.

Lepocinclis rugulosa Playfair.

Playfair a. a. O. p. 129, Textfig. 31, m.

Zelle gerade walzlich, annähernd zweimal so lang als breit, sehr breit und abgesetzt abgerundet, mit zahlreichen, linksschraubigen, scharfen, deutlichen Kanten, die von der Mitte der normalen Körperlänge ganz gleichmäßig schraubig bis zum basalen Körperende verlaufen. (Meist 15 Rippen.)

Länge 25 μ, Breite 15 μ. (Fig. O 6, 7.)

Rockwood.

Trachelomonas ovalis Playfair.

Playfair, Australia freshwater Flagellatae. Proceedings Linn. Soc. New S. Wales 1921, Vol. XLVI, p. 130, Taf. VI Fig. 17, 18.

Schale breit ellipsoidisch, manchmal basal etwas verbreitert, vorn leicht abgeflacht mit ganz kurzen, doch ziemlich weitem Halsfortsatz. Mehrere große, manchmal anastomisierende Chromatophoren; Stigma vorhanden.

Länge 23—35 μ, Breite 19—23 μ. (Fig. L 3, 4.)

Murwillumbala, Lismore.

Trachelomonas coronata Playfair.

Playfair a. a. O. p. 132, Taf. VI Fig. 29, 30.

Schale gestreckt ellipsoidisch, basal breit abgerundet oder bogig verschmälert zusammengezogen. Immer mit zwei kurzen Zähnchen endend. Vorn breit abgestutzt und mit einem weiten, kurz trichterigen, am Rande gleichmäßig gezähnten Halsfortsatze versehen.

Länge 36—38 μ, Breite 20—21 μ. (Fig. L 5, 6.)

Lismore.

Trachelomonas splendida Playfair.

Playfair a. a. O., p. 132, Taf. VII Fig. 1.

Schale gestreckt ellipsoidisch, nach vorn vielleicht ein ganz wenig verbreitert, gleichmäßig mit kleinen, gleichen Wärzchen versehen; basal ein kurzer, gerader abgerundet, stumpfer, derber Stachel; vorn in eine ziemlich breite, ebenmäßig walzlich, gerade abgesetzte Halsröhre vorgezogen. Playfair konnte hier keine differenzierten Chromatophoren beobachten.

Länge 40 μ, Breite 20 μ. (Fig. M 7.)

Lismore.

Trachelomonas bacillifera Playfair.

Playfair a. a. O., p. 132, Taf. VII Fig. 2.

Schale breit ellipsoidisch bis kugelig, derb mit zahlreichen Stäbchen besetzt, die radiär und dicht stehen, gegen das Ende manchmal etwas verdickt, stumpf und leicht quer gerichtet sind.

Länge $12^1/_2$—35 μ, Breite $10^1/_2$—32 μ. (Fig. M 3 a, 3 b.)

Lismore, Brisbane.

Trachelomonas paucispinosa Playfair.

Playfair a. a. O., p. 134, Taf. VII Fig. 6.

Schale breit, fast rechteckig, kugelig, derb, vorn flach ohne jeden Halsfortsatz, mit nicht sehr vielen, sehr derben, breit kegelförmigen, höchstens $1^1/_2$ mal so langen als breiten Stacheln versehen, sonst glatt.

Länge $17^1/_2$ μ, Breite 16 μ. Stachellänge $2^1/_2$ μ. (Fig. L 2.)

Lismore.

Trachelomonas Girardiana Playfair.

Playfair a. a. O., p. 135, Taf. VII Fig. 10 = *Trachelomonas urceolata* var. *Girardiana* Payfair.

Schale im optischen Schnitte fast sechseckig mit seitlichen stumpfen Ecken, die beiden Seitenkanten taillenartig eingezogen; basal in einen scharfen kegelförmigen Stachel ausgezogen, vorn kurz flankenhalsartig in die vorn etwas erweiterte Halsröhre vorgezogen. Protoplast mit wenigen großen Chromatophoren.

Länge 30—40 μ, Breite 20—22 μ.

Lismore.

Trachelomonas hesperia Payfair.

Playfair a. a. O. p. 134, Taf. VII Fig. 11.

Ellipsoidisch eiförmig mit derber glatter Schale, basal in einen scharfen kegelförmigen Stachel verschmälert, vorn mit einem scharf abgesetzten, walzlichen Halsfortsatz, der ganz leicht nach außen verbreitert ist.

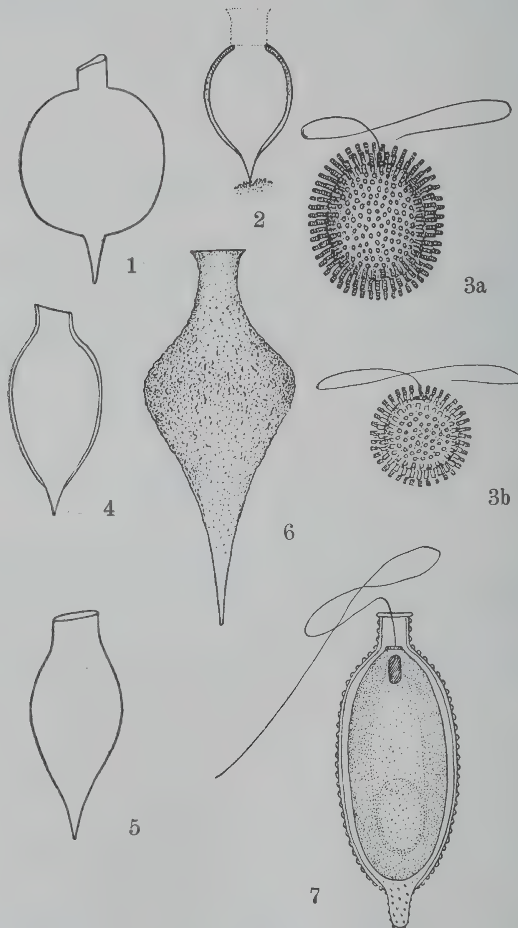


Fig. M.

1 *Trachelomonas rotundata* Playfair; 2 *Trachelomonas hesperia* Playfair; 3a *Trachelomonas bacillifera* var. *minima* Playfair; 3b *Trachelomonas bacillifera* var. *globulosa* Playfair; 4, 5 *Trachclomonas lanceolata* Playfair; 6 *Trachelomonas cuneata* Playfair; 7 *Trachelomonas splendida* Playfair.

Länge 14 μ, Breite 8 μ. (Fig. M 2.)
Perth water supply.
Ich bezweifele die Zugehörigkeit zur Gattung *Trachelomonas.*

Trachelomonas cuneata Playfair.

Playfair a. a. O. p. 135, Taf. VII Fig. 15.

Schale rauh granuliert, breit spiralig, vom vorderen Drittel an lang und gleichmäßig kegelförmig in ein sehr ausgezogenes dünnes Basalende verschmälert, vorn rasch in einen relativ langen, am vorderen Rande leicht ausgebogenen Halsfortsatz zusammengezogen.
Länge 50 μ, Breite 20 μ. (Fig. M 6.)
Lismore.

Trachelomonas rotundata Playfair.

Playfair a. a. O. p. 135, Taf. VII Fig. 18.

Schale glatt, kugelig, basal mit einem scharf abgesetzten kegelförmigen Stachel, vorn mit einem cylindrischen, schief abgeschnürten Halsfortsatz.
Länge 40 μ, Breite 25 μ. (Fig. M 1.)

Trachelomonas lanceolata Playfair.

Playfair a. a. O. p. 136, Taf. VII Fig. 19, 20.

Schale ellipsoidisch-spindelförmig, basal, ziemlich gleichmäßig in eine lange Spitze ausgezogen, vorn nur wenig in eine breite, kurz cylindrische, schief abgeschrägte Halsröhre zusammengezogen.
Länge 30 μ, Breite 12—13 μ, Halsweite 5—6 μ. (Fig. M 4, 5.)
Parramatta, Lismore.

Trachelomonas spiralis Playfair.

Playfair a. a. O. p. 136, Taf. VII Fig. 21.

Schale ellipsoidisch, glatt, vorn in einen ganz kurzen am Rande ein wenig nach außen umgebogenen Halsfortsatz verschmälert, vom vorderen Fünftel an mit 3—4 rechtsschraubig verlaufenden sehr breiten, seitlich aneinanderschließenden, wulstartigen Ausbeulungen versehen.
Länge 36 μ, Breite 21 μ. (Fig. L 1.)
Botany.

Menoidium inflatum Playfair.

Playfair, Austral. freshwater flagell. Proceed. Soc. New South Wales XLVI, p. 136, Taf. VIII Fig. 2.

Protoplast von der Seite gesehen mit fast gerader Bauchseite und ziemlich hochgewölbter Rückenseite, basal spitz, vorn zart und dünn ausgezogen. Paramylonkörnchen sehr fein.

Länge 50—63 μ, Breite 10—12 μ. (Fig. N 2.)

Cogee, Rotany, Guildford usw.

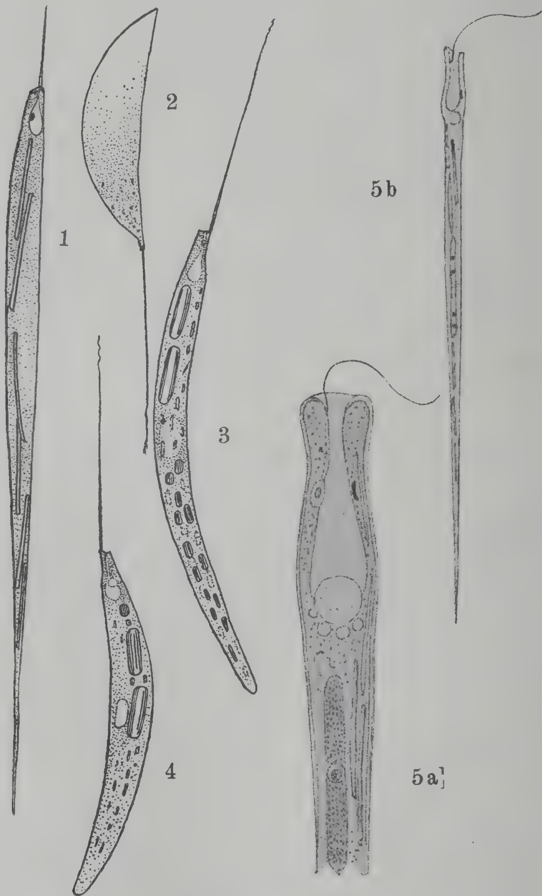


Fig. N.

1 *Menoidium acutissimum* Playfair; 2 *Menoidium inflatum* Playfair; 3, 4 *Menoidium gracile* Playfair; 5 *Menoidium pseudomermis* Pascher (= *Euglene pseudomermis* Penard; a Vorderseite mit Schlund und Vakuolenorganisation; b Habitusbild (nach Penard).

Menoidium acutissimum Playfair.

Playfair a. a. O. p. 136, Taf. VIII Fig. 3.

Protoplast sehr lang, basal fast nadelförmig verschmälert, breiteste Stelle im vorderen Drittel; Vorderende abgestumpft. Stigma deutlich. Paramylonkörner sehr lang, dünn, stabförmig und fast in einer Reihe. Bauchseite fast gerade, Rückenseite leicht konvex.

Länge 200 μ, Breite $8^1/_2$ μ. (Fig. N 1.)

Lismore, Wyrallah.

Ich reihe hier eine von Penard beschriebene Euglenine an, die mit *Menoidium acutissimum* Playfair sehr weitgehend übereinstimmt, die Penard als *Euglena pseudomermis* beschrieben hat.

Menoidium pseudomermis nov. comb. Pascher.

= *Euglena pseudomermis* Penard, Studies on some Flagellata. Proceed. of the acad. of Nat. Science of Philadelphia, Part I, 1921, p. 158, Taf. VIII Fig. 62, 63.

Zellen sehr lang und dünn, nadelförmig, vorn breit, manchmal etwas schief abgestutzt, dann kurz und leicht eingezogen, dann wieder leicht anschwellend und von hier aus dann gleichmäßig ungemein lang und fein verschmälert und sehr lang in eine feine Spitze ausgezogen. Zellen im Querschnitt nicht rund, sondern von der Seite her etwas zusammengedrückt und daher im Querschnitt mehr elliptisch. Periplast deutlich mit sehr zarten kaum merklichen, nur unter günstigen Lichtverhältnissen bemerkbaren Längsstreifen. Im Vorderende ein Schlund, der sich zunächst trichterartig zusammenzieht, um sich dann allmählich in eine gestreckte, lang-eiförmige, basal abgerundete Höhlung auszuweiten. An dieser Stelle ist die Zelle am dicksten und zeigt hier die vorerwähnte charakteristische vordere Anschwellung.

Basal an dieser Anschwellung eine große Sammelvakuole mit mehreren kleinen Nebenvakuolen. Geißel sehr kurz, seitlich am Schlunde inserierend und doch einem deutlichen, relativ großen Blepharoplasten eingefügt. Gegenüber diesem Blepharoplasten sitzt der kleine konvexe hintere Augenfleck.

Die Zelle besitzt keine Chromatophoren, doch finden sich in der Zelle längliche, stabförmig-nadelförmige Gebilde, in der Längsrichtung der Zelle orientiert, in größerer oder geringerer Zahl, welche Chromatophoren in ihrer Form gleichen. Penard schließt die Möglich-

keit, daß es sich um reduzierte Chromatophoren handelt, nicht aus, — vielleicht sind es aber stabförmige Paramylonkörner, wie sie ähnlich auch von anderen Formen bekannt geworden sind.

Etwas über der Mitte der Zelle ist der Kern, der besonders deutlich zu sehen ist. Er ist meist rundlich und liegt nach Penard in einem gestreckten walzlichen Gebilde; manchmal sind dieser walzlichen Gebilde mehrere, in deren einem der Kern ist; manchmal aber enthält ein solches Gebilde mehrere solche Kerne, die manchmal in Gruppen verteilt sind. Siehe Bemerkung.

Im allgemeinen erscheint *Euglena pseudomermis* starr. Doch treten von Zeit zu Zeit leicht Krümmungen oder leicht peristaltische Wellungen auf. Die Bewegung mittels der Geißel selber ist langsam.

Länge der Zelle 165—190 μ, Breite $7^1/_2$—8 μ an der breitesten Stelle. (Fig. N 5a, 5b.)

Die Stellung dieser absonderlichen Euglenine ist unklar; Penard betont mit Recht die Beziehungen zu *Menoidium*. Die Deutung der Inhaltskörper ist nicht ganz leicht. Daß die „reduzierten Chromatophoren“ eventuell Paramylonkörner sein können, betonte ich bereits. Ebenso vieldeutig ist die Sache mit den „walzlichen“ Gebilden, in deren einem der Kern, entweder in der Einzahl oder zu mehreren sein soll. Sollte es sich nicht um Nucleolen handeln und ein derartiges walzliches Gebilde den Kern darstellen. Wieso kommt es dann aber gelegentlich zur Bildung mehrerer solcher walzlicher Gebilde? Oder handelt es sich vielleicht gar nicht um zelleigene Organe?

Penard fand den Organismus bei Pinchat wie auch bei Rouelbeau.

Ein Vergleich der Beschreibungen und Abbildungen von *M. acutissimum* und *M. pseudomermis* ergibt die weitgehende morphologische Gleichheit. Verschieden scheint mir nur die Ausbildung des Vorderendes zu sein, das bei *Menoidium acutissimum* gleichmäßig verschmälert und schief abgeschrägt ist, während *Menoidium pseudomermis* kurz vor dem Ende eine deutliche Anschwellung zeigt, um dann wieder bis zum Ende bogig eingezogen zu werden. Außerdem hat *Menoidium acutissimum* eine Seite fast gerade, die andere leicht bogig, während *Menoidium pseudomermis* ziemlich gleichmäßig lang nadelförmig ist.

So möchte ich diese beiden Arten nicht vereinen. Sollte eine Variationsbreite beide Formen umfassen, so müßte wohl der Playfair-

sche Name beibehalten werden, da die Abhandlung Playfair's April, die Penard's Oktober 1921 erschien.

Menoidium gracile Playfair.

Playfair a. a. O. p. 137, Taf. VIII Fig. 4, 5.

Zelle sichelartig gebogen, Rückenseite mehr konvex als die schwach konkave Buchseite; Hinterende stumpf, Vorderende leicht verschmälert ausgezogen und abgestutzt; ohne Stigma. Mit kleinkörnigem Paramylon, daneben zwei oder mehrere große Paramylonkörper.

Länge 71—100 μ, Breite 6—8 μ. (Fig. N 3, 4.)

Botanischer Garten Sydney; Lismore.

Sphenomonas australis Playfair.

Playfair a. a. O. p. 138, Taf. VIII Fig. 11.

Zellen gestreckt ellipsoidisch-eiförmig oder ellipsoidisch (var. *elliptica*), vorn flaschenförmig verschmälert oder sehr breit spindelförmig (var. *rhomboida*), beiderseits abgerundet, seltener vorn spitzlich. Mit 6 perlschnurförmigen Längsstreifen, die vom Vorderende zum Hinterende ziehen. Von vorn gesehen die Zelle stark sechseckig. Basal, meist ein stark lichtbrechender großer Ballen.

Länge 25—26 μ, Breite 10—12 μ. (Fig. P 2 a, 2 b.)

Rockwood usw.

Sphenomonas triquetra Playfair.

Playfair a. a. O., p. 139, Taf. VIII Fig. 20.

Zellen breit eiförmig, unsymmetrisch, basal breit dreieckig ausgezogen, vorn leicht verschmälert, in Wirklichkeit wohl dreiseitig, pyramidenförmig mit schraubig verlaufenden Längskanten und eingedrückten Flächen. Kommt auch in einer vorn breiteren, gestreckteren Form vor (var. *cuneata*).

Länge 30 μ, Breite 20 μ. (Fig. P 1 a, b.)

Rockwood.

Sphenomonas excavata Playfair.

Playfair a. a. O. p. 139, Taf. IX Fig. 1.

Zellen breit cylindrisch, basal wie apikal in eine ganz kurze stumpfe breite Spitze vorgezogen, mit drei ganz wenig schraubig

verlaufenden Längskanten, zwischen denen die Seiten leicht eingedrückt sind. Ohne Paramylon.

Länge 32 μ, Breite 21 μ. (Fig. O 2.)

Lismore.

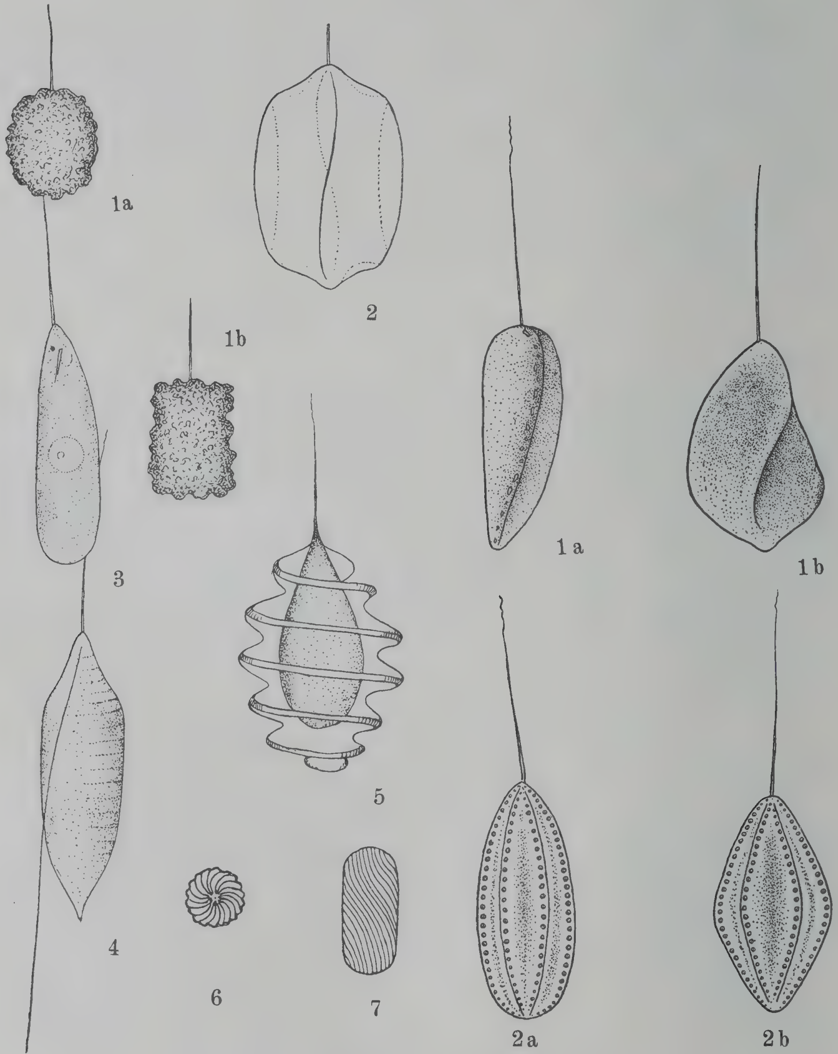


Fig. O. 1 a, b *Peranema asperum* Playfair; 2 *Sphenomonas excavata* Playfair; 3 *Peranema cuneatum* Playfair; 4 *Anisonema hexagonum* Playfair var. *elegans*; 5 *Sphenomonas spiralis* Playfair; 6, 7 *Lepocinclis rugulosa* Playfair.

Fig. P. 1 a, b *Sphenomonas trignetia* Playfair; 2 a, b *Sphenomonas australis* Plaifair.

Sphenomonas spiralis Playfair.

Playfair a. a. O. p. 140, Taf. IX Fig. 2.

Zellen breit spindelförmig, vorn spitz, basal, abgerundet, mit 5—6 linksschraubigen, fast horizontal verlaufenden, breiten, relativ dünnen Leisten, zwischen denen ausgesprochene Vertiefungen liegen. Diese Verdickungen scheinen dem Periplasten anzugehören, denn der Plasmakörper liegt innerhalb der Periplasten und ist einfach gestreckt eiförmig.

Länge 40 μ, Breite 31 μ. (Fig. O 5.)

Sydney.

Sphenomonas mirabilis Playfair.

Playfair a. a. O. p. 140, Taf. IX, Fig. 4, 5.

Zellen walzlich, beiderseits breit abgestutzt mit abgerundeten Rändern. Periplast derb, mit sechs längsschraubig verlaufenden Wülsten, die vom Vorderende zum Hinterende ziehen. Periplast glatt.

Länge 34—36 μ, Breite 18—23 μ. (Fig. Q 5 a, b.)

Lismore.

Peranema cuneatum Playfair.

Playfair a. a. O. p. 140, Taf. IX Fig. 7—9.

Zellen gestreckt eiförmig-walzlich, metabolisch (besonders am Basalende), vorn spitz; Kern zentral. Ein winziges Stigma.

Länge 25—70 μ, Breite 5—15 μ. (Fig. O 3, Q 1, 4.)

Die in Australien gewöhnliche Art von *Peranema.*

Peranema asperum Playfair.

Playfair a. a. O. p. 141, Taf. IX Fig. 14, 15.

Kugelig, durch Metabolie auch fast walzlich. Meist derb und unregelmäßig.

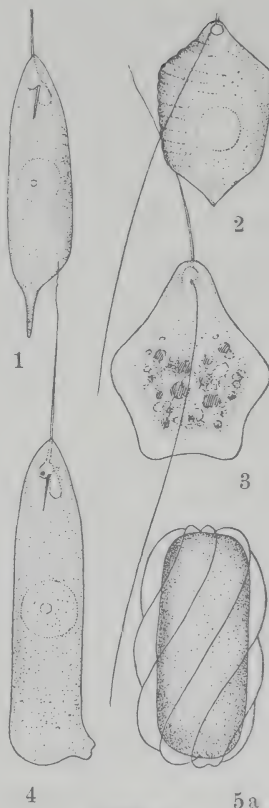




Fig. Q.
1, 2 *Peranema cuneatum* Penard; 3 *Anisonema hexagonum* Playfair; 4 *Notosoleum pentagonus* Playfair; 5 a, b *Sphenomonas mirabilis* Playfair.

Warzig und rauh, nach Playfair mit zahlreichen oft großen Paramylonkörnern.

Länge 15—16 μ, Breite 11—12 μ. (Fig. O 1 a, 1 b.)

Lismore, Rockwood.

Notosolenus pentagonus Playfair.

Playfair a. a. O. p. 141, Taf. IX Fig. 23.

Zellen in der Aufsicht fünfeckig, mit abgerundetem Vorderende, basal abgestutzt und ausgerandet, Querkanten stumpf. Von oben gesehen kaum zusammengedrückt, Protoplast daher fast kegelförmig mit wulstförmig verbreiterter Kegelfläche.

Länge 21 μ, Breite 17 μ. (Fig. Q 3.)

Lismore.

Anisonema hexagonum Playfair.

Playfair a. a. O. p. 142, Taf. IX Fig. 19, 20.

Zellen spindelförmig walzlich, oft gestreckt, basal etwas verjüngt und dann sehr kurz und spitz verschmälert, vorn ebenfalls, doch etwas länger verschmälert, stumpf. Auf der einen Seite mit Querriefen.

Länge 30 μ, Breite 10 μ. (Fig. O 4, Fig. Q 2.)

Duck Creek; Guildford.

Besprechungen.

Jahn, E.: Beiträge zur botanischen Protistologie. I. Die Polyangiden. Leipzig 1924. 107 Seiten, 14 Textfig., 2 farb. Tafeln.

Die Arbeit ist die erste zusammenfassende Darstellung jener eigentümlichen Gruppe von Organismen, die bisher unter dem Namen der Myxobakterien zu den Schizomyceten gestellt wurden. Sie stellen stabförmige, bakterienähnliche Zellen dar, die zu vielen beisammen in Schleim liegen und durch korrelierte Kriechbewegungen eine an das Plasmodium der Myxomyceten erinnernde Bildung, den Schwarm, zustande bringen. Der Schwarm kriecht je nach den Außenbedingungen verschieden lang umher und wächst heran, um schließlich zur Fruchtbildung zu schreiten, indem er sich mehr oder weniger kontrahiert und sich mit einer derben, membranartigen Hülle umgibt: er ist zur Cyste geworden. Aus einem Schwarm kann entweder nur eine einzige Cyste hervorgehen, oder aber mehrere Cysten. Bei höher differenzierten Formen kommt es zur Bildung von Stielen, die die Cyste oder die Cysten über das Substrat heben. Es entstehen dabei oft regelmäßige Bildungen, die lebhaft an die Fruchtkörper der Myxomyceten erinnern. Das eigentlich Rätselhafte an den Polyangiden, wie JAHN die Myxobakterien nennt, ist die Imitation der Myxomycetenorganisation. Das Plasmodium und die Fruchtkörper der Myxomyceten sind verständlich, da es sich um plasmatische, lebende Gebilde handelt. Der Schwarm und die Fruchtkörperbildung der Polyangiden beruhen aber auf dem Zusammenwirken einzelner, nur durch toten Schleim verbundener Zellen. Ein Myxomycet ist ein Individuum, eine Polyangide aber (wenigstens im morphologischen Sinn) ein Coenobium.

Eigentümlicherweise wurden diese Organismen von Bakteriologen wie von Botanikern kaum beachtet. Es ist zu begrüßen, daß nunmehr eine monographische Bearbeitung vorliegt, die zwar die eigentlichen physiologischen Probleme nicht löst, aber eine Menge neuer Tatsachen bringt und eine Fülle von Anregungen gibt.[1])

---

[1]) Es sei auch erwähnt, daß der Verf. Kulturen einiger leicht zu ziehenden Formen zu weiteren Forschungen und auch für Lehrzwecke zur Verfügung stellt.

Nach einer kurzen historischen Einleitung wird der Schwarm, die einzelnen Zellen und die Fruchtbildung besprochen. Hierauf folgt ein eingehender systematischer Teil, der neben den bekannten interessante neue Formen bringt und auch auf die geographische Verbreitung eingeht. Den Abschluß bilden allgemeine Betrachtungen. Unterstützt wird die Darstellung durch zahlreiche Textfiguren, vor allem aber durch zwei gut gelungene farbige Tafeln, die sehr anschaulich sind.

Der historische Überblick schildert die verschiedenen Phasen der Kenntnisse über die Polyangiden. Die unhaltbaren Angaben von ZEDERBAUER und VAHLE werden zurückgewiesen.

Der Abschnitt über den Schwarm beginnt mit einer Schilderung der bisherigen Kenntnisse, um sich bald der Frage zuzuwenden, ob der Schwarm ein Plasmodium ist. Die Antwort ist leicht. Die Unterschiede zwischen Plasmodium und Schwarm sind so groß (in einem Falle handelt es sich um Plasma mit suspendierten Kernen, im anderen um Schleim mit suspendierten Zellen), daß sich sagen läßt: „Schwarm und Plasmodium“ sind „fundamental verschieden. Nur äußere biologische Ähnlichkeiten sind vorhanden.“ Die Ähnlichkeit besteht im allgemeinen Habitus des Schwarms, dann aber auch in übereinstimmenden Einzelheiten, so in der Gestalt der „Front“ (der Stirnseite), die aus einem Plasmawall bzw. aus einem Wall übereinander geschichteter Stäbchen besteht, und dem Zurücklassen einer Schleimspur. Doch finden sich auch biologische Unterschiede: die rhythmische Strömung des Plasmas der Plasmodien findet kein Analogon bei den Schwärmen; diese bewegen sich einfach unter Vorschieben des Randes.

Die nächste Frage ist nun die, ob der Schwarm mit den Pseudoplasmodien der Acrasieen zu vergleichen ist. Es ergeben sich folgende Unterschiede: 1. vereinigen sich bei den Acrasieen ursprünglich getrennte Amöben, bei den Polyangiden sind die Stäbchen von vornherein (in der Cyste) beisammen; 2. tritt bei den Acrasieen das Zusammentreten als Einleitung zur fruktitativen Phase auf, bei den Polyangiden ist der Schwarm aber das vegetative Stadium. Es handelt sich also um zwei verschiedene Vorgänge. Das vegetative Stadium der Polyangiden ist daher nicht als Pseudoplasmodium zu bezeichnen.[1])

Der nächste Abschnitt, der die einzelnen Stäbchen behandelt, beginnt wieder mit einer Schilderung der bisherigen Kenntnisse. Es folgt dann die Betrachtung der lebenden Zellen und die Schilderung ihrer Bewegung. Die Stäbchen sind nicht aktiv krümmungsfähig und behalten ihre Gestalt bei. Doch sind sie elastisch, was durch passive Formveränderungen beim Zusammenstoß mit festen Körpern sichtbar wird. Die Bewegung besteht nicht immer in einem Kriechen in der Längsachse, sondern kann auch

[1]) In meiner in Heft 1 dieses Archivs (1925) erschienenen Arbeit über *Polyangium parasiticum* habe ich den Schwarm als „Pseudoplasmodium“ bezeichnet. Es ist mir natürlich ferngelegen, damit ausdrücken zu wollen, daß es sich um eine den Acrasieen morphologisch vergleichbare Bildung handelt. Den Ausdruck „Schwarm“, den schon BAUR verwendet, habe ich vermieden, weil er wenig aussagt und — als deutsches Wort — nicht international gebraucht werden kann. Den Ausdruck Pseudoplasmodium aber habe ich verwendet, weil er die biologische Ähnlichkeit und morphologische Verschiedenheit, also die Konvergenz zwischen Polyangiden und Myxomyceten, gut ausdrückt. Ein „Pseudoplasmodium“ ist ein Gebilde, das wie ein Plasmodium aussieht und funktioniert, aber keines ist.

schräg oder quer erfolgen; sie ist oft zitterig und schwankend. Häufig ist dabei ein verschiedenes Verhalten zwischen den beiden Enden festzustellen. Rotation um die Längsachse findet nicht statt. Der Verf. teilt noch eine Menge interessanter und wichtiger Details mit, für die aber auf die Arbeit selbst verwiesen sei. Er kommt zu dem Schluß, daß die Bewegung durch Ausnutzung der Quellungsenergie von ausgeschiedenem Schleim beruht. Genauere Vorstellungen läßt die Kleinheit der Zellen nicht zu.

Wichtig ist die Frage, ob die Stäbchen eine Membran besitzen. Direkt läßt sie sich auf keine Art nachweisen. Indirekt glaubt sie der Verf. auf Grund einer gewissen Starrheit der Stäbchen und auf der Existenz von spindel- oder halbmondförmigen Zellgestalten erschließen zu können. Er denkt dabei nicht an eine Art Pellicula oder dergleichen, sondern an eine zwar elastische, aber doch abgegrenzte Membran. In einem späteren Abschnitt nennt er sie „plasmatisch“. Es ist dem Ref. nicht ganz klar geworden, wie sich der Verf. die Membran eigentlich vorstellt; denn „plasmatische Membran“ ist eigentlich eine contradictio in adiecto. Für eine Membran in dem Sinne, wie der Ausdruck allgemein gebraucht wird, sprechen die angeführten Argumente nicht, denn ähnliche und noch kompliziertere Zellformen findet man auch bei den sicher membranlosen Flagellaten.

Was den Zellinhalt anlangt, so wird zunächst das Vorhandensein von Karotin festgestellt. Das Vorkommen ist nicht erstaunlich, da dieser Farbstoff unter Pilzen (und überhaupt im Pflanzen- und Tierreich) weit verbreitet ist. Interessant ist die Beobachtung, daß bei der Fruchtbildung eine Veränderung mit dem Karotin vor sich geht. Es scheint das Karotin zu oxydieren und die orange bis braunen Farbentöne, die in den Cystenhäuten auftreten, hervorzurufen. Die gefärbten Cysten geben nicht mehr die Blaufärbung mit konzentrierter H_2SO_4.

An Reservestoffen sind Fett- und Volutinkugeln nachzuweisen. Am wichtigsten scheint aber dem Verf. das Vorhandensein von Körpern, die „in irgendeiner Beziehung zum Glykogen stehen müssen“. Glykogen tritt in jungen Stäbchen in Vakuolen auf. Später zerfallen sie in kleinere Vakuolen; in den Ruhestäbchen der Cysten läßt sich Glykogen als solches aber nicht mehr nachweisen.

Einen Zellkern konnte der Verf. nicht finden. Bei Kernfärbungen erscheint eine „chromatische Substanz“ in Form kleiner Körnchen, die bald zu kleinen Gruppen verklumpt sind, bald als parallel zur Längsachse der Zelle gelagerte Reihe erscheinen.

Die Teilung der Stäbchen läßt sich nicht beobachten. Überlange Stäbchen zeigen im Leben wie fixiert nur in der Mitte dichtes Plasma. Eine Querwandbildung ist nicht zu erkennen.

Die Fruchtbildung verläuft bei den einfacher organisierten Formen ohne Stielbildung, bei den komplizierteren werden die Cysten an Stielen emporgehoben. Diese Stiele bestehen aus Schleim, der von der Stäbchenmasse in bestimmter Richtung abgeschieden wird und nachträglich erhärtet. Die Stäbchen erheben sich dadurch über das Substrat; nie kommen Durchkriechungen vor. In den Cysten verkürzen sich die Stäbchen oder kugeln sich zu Sporen ab.

Die Cysten besitzen entweder neben der eigentlichen Wand noch eine glasige Gallerthülle, oder letztere fehlt. Die Wand, die der Verf. als „Membran“ bezeichnet, wird von den Stäbchen bei der Verkürzung zum Ruhestadium abgeschieden. An der Innenseite der Wand finden sich die Abdrücke der Stäbchen, an denen man erkennt, daß die Stäbchen regellos liegen. Nur *Melittangium* zeigt eine Modifikation: die Stäbchen ordnen sich hier senkrecht zur Oberfläche, also radiär an [1]); in der Wand erscheinen die Abdrücke der Stäbchenenden als regelmäßige, sechseckige Waben.

Die Cysten sind durch eine lang andauernde Keimfähigkeit ausgezeichnet. So keimt *Myxococcus fulvus* noch nach 8 Jahren.

Die Keimung der Ruhestäbchen besteht in einer Streckung ohne Zurücklassen einer leeren Membran.

Für die Systematik ist das Verhalten der Ruhestäbchen wichtig. Manche Formen verkürzen die Stäbchen, andere aber kugeln sie vollkommen ab. — Die Stielbildung erscheint als bloßes biologisches Merkmal ohne systematische Bedeutung. Dagegen hält der Verf. die Gestalt der Cysten für wichtig.

Nach diesen Gesichtspunkten werden die Polyangiden in folgender Weise eingeteilt:

A. Bei der Fruchtbildung verkürzen sich die Stäbchen in verschiedenem Grade, ohne sich abzurunden.
  1. Der Schwarm bildet keine abgerundeten Cysten, sondern häuft sich entweder zu gekröseartigen Massen an oder bildet fingerförmige oder säulenartige Fortsätze. 1. Fam. *Archangiaceae.*
  2. Der Schwarm bildet Cysten bestimmter Gestalt.
     a) Die Cysten sind eckig, klein. 2. Fam. *Sorangiaceae.*
     b) Die Cysten sind rund. 3. Fam. *Polyangiaceae.*

B. Die Stäbchen verkürzen sich zu runden Sporen. 4. Fam. *Myxococcaceae.*

Die *Archangiaceen* umfassen die zwei neuen Gattungen *Archangium* und *Stelangium*; die *Sorangiaceen* sind monotypisch. Die Gattung *Sorangium* setzt sich aus drei von Thaxter als *Polyangium* beschriebenen Arten und einer neuen Art zusammen. Am reichsten sind die *Polyangiaceen* gegliedert. Neben den alten Gattungen *Polyangium* und *Chondromyces* finden sich hier *Synangium* und *Podangium*, die aus ehemaligen *Chondromyces*-Arten bestehen und die Gattung *Melittangium*, die durch die neue Art *M. boletus* repräsentiert ist. Sie zeigt die früher erwähnte radiäre Orientierung der Stäbchen in der Cyste. [2]) Die Myxococcaceen umfassen die alte Gattung *Myxococcus* und die von ihr abgetrennten neuen

---

[1]) Das gleiche ist bei *Polyangium parasiticum* Geitler (s. Arch. f. Protistenk. Bd. 50 Heft 1 p. 67) der Fall.

[2]) Will man diesem Merkmal so große Bedeutung zuschreiben wie Jahn es tut, so muß man das von mir (l. c.) beschriebene *Polyangium parasiticum* als *Melittangium* bezeichnen. Mein *Polyangium* zeigt die gleiche Orientierung der Stäbchen aber auch beim Eindringen in die Wirtszellen. — Die habituelle Verschiedenheit gegenüber *Melittangium* würde nicht gegen eine Vereinigung sprechen, da sie sich aus der extrem parasitischen Lebensweise ergibt.

Gattungen *Chondrococcus* und *Angiococcus*. — Im ganzen sind die Polyangiden durch 36 Arten vertreten (ohne *Polyangium parasiticum*), von denen 5 vom Verf. neu gefunden wurden.

Was die geographische Verbreitung anlangt, so läßt sich bei den wenigen bisher vorliegenden Untersuchungen nur sagen, daß zwischen der europäischen und der nordamerikanischen *Polyangiden*-Flora Unterschiede bestehen. Die primitiven Formen *Archangium gephyra* und *A. primigenium* fehlen in Nordamerika, andererseits sind manche nordamerikanische Arten nie in Europa gefunden worden.

In biologischer Hinsicht erscheinen die Polyangiden als ausgesprochen aerophile Organismen. Alle Arten leben in der Luft (nur das dem Verf. nicht bekannte *Polyangium parasiticum* dauernd submers). Dabei zeigt sich eine Neigung zur Koprophilie, die aber nicht so stark vorherrscht, wie man früher geglaubt hat. Viele Formen leben auf alten Baumrinden, halbzersetzten Blättern u. dgl. Die Polyangiden sind wohl zum großen Teil zu den Bodenorganismen zu zählen.

Über die Ernährungsphysiologie läßt sich noch nichts Bestimmtes aussagen.

Es folgt ein allgemeiner Abschnitt, der die Konvergenzerscheinungen zwischen Polyangiden, Acrasieen und Myxomyceten behandelt. Es wird betont, daß es sich eben nur um Konvergenz handelt. Die Ansicht, daß die Polyangiden-Stäbchen in die Länge gestreckte Acrasieen-Amöben wären, wird zurückgewiesen.

Die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen der Polyangiden, deren Erörterung den Abschluß der Arbeit bildet, wird in folgender Weise beantwortet (S. 100): „Nach allem, was ich bisher angedeutet oder ausgeführt habe, kommt als Verwandte der Polyangiden nur eine Gruppe ernstlich in Betracht, das sind die Cyanophyceen. Morphologische, physiologische und biologische Eigenschaften lassen keine andere Deutung zu."

Als Begründung führt der Verf. im wesentlichen folgendes an (S. 101): „Die Untersuchung des Baues der Stäbchen stößt zwar wegen der Kleinheit auf Schwierigkeiten, was aber zu beobachten oder indirekt zu erschließen ist, paßt am besten zu dem, was für blaugrüne Algen bekannt ist. Ein Kern im Sinne einer höheren Pflanzenzelle scheint nicht vorhanden zu sein; wohl aber läßt sich eine zerstreute chromatische Substanz erkennen, die ähnlich in den Zellen der Cyanophyceen beobachtet ist. Indirekt läßt sich auf das Vorhandensein einer zarten, plasmatischen Membran schließen; sie würde am besten den Membranen entsprechen, wie sie bei den Oscillarien genauer untersucht worden ist. Als Reservestoff erscheint Glykogen in Vakuolen. Sie entsprechen den Glykogenvakuolen, die bei den blaugrünen Algen lange bekannt sind. Im Plasma findet sich ein Farbstoff aus der Gruppe der Carotine. . . . Wichtig ist vor allem die Übereinstimmung der Bewegungsweise. Die Ausnutzung der Quellungsenergie eines Schleimes findet sich genau so bei Cyanophyceen, namentlich bei einzelligen Arten. . . . (S. 102). Der Schleim gibt wenig charakteristische Färbungen. Nach längerem Verweilen in Chinablau nimmt er einen bläulichen Ton an. . . . Es ist bemerkenswert, daß die Färbung mit Chinablau von Lemaire als charakteristisch für den Schleim der Cyanophyceen angegeben wird.

Ausschlaggebend ist aber auch das Vorkommen von Übergangsformen zwischen Polyangiden und Cyanophyceen. Unter den niederen Gattungen mit verlängerten oder stäbchenartigen Zellen (*Synchococcus*, *Aphanothece*, *Rhabdoderma*) kommen Formen vor, die in der Kolonienbildung, Schleimabsonderung und Bewegungsfähigkeit alle Eigenschaften der Polyangiden wiederholen."

Diese Argumente sind nach der Ansicht des Ref. oberflächlich und nichtssagend. Das cytologische Bild der Polyangidenzelle stimmt ebenso gut mit manchen Bakterienzellen überein, was aber nichts beweist, denn die Übereinstimmung liegt nur darin, daß in beiden Fällen nichts zu sehen ist, bzw. Körnchen differenziert werden können. Ob die Polyangidenzelle keinen Kern besitzt, ist noch nicht gewiß. Wenn man dies aber auch durch Argumente ad hominem annehmen will, so ergibt sich daraus noch keine verwertbare Übereinstimmung mit den Cyanophyceen. Deren Cytologie ist soweit durchgearbeitet, daß wir ein ganz bestimmtes Bild von ihrer Organisation besitzen, das durch zahlreiche positive Angaben bestimmt wird. Für einen Vergleich müßten in der Polyangidenzelle die Endo-, Epi- und Ectoplasten oder ihre Homologa gefunden werden. Der bloße Umstand, daß ein Kern sich nicht ausfärben läßt, aber eine sog. chromatische Substanz (bekanntlich ein Verlegenheitsausdruck) auftritt, sagt gar nichts. — Was die Membran anlangt, so ist festzustellen, daß die Cyanophyceenmembranen zwar elastisch und sehr zart sein können, daß sie aber nie „plasmatisch" sind. Außerdem ist die Membran der Polyangiden noch sehr problematisch; zumindest aber ist sie so wenig exakt bekannt, daß sie sich nicht zu einem Vergleich eignet. Denn für einen Vergleich genügt nicht ihr Vorhandensein und ihre Zartheit. — Glykogen kommt außer bei Cyanophyceen auch bei anderen Organismen vor. — Auf das Vorhandensein von Karotin legt der Verf. selbst wenig Gewicht. — Die „Übereinstimmung in der Bewegungsweise" ist weder bewiesen noch wahrscheinlich gemacht. Der Mechanismus der Polyangidenbewegung ist rein hypothetisch, der der Cyanophyceen — trotz vieler Untersuchungen — noch immer nicht geklärt. Ein Vergleich zwischen beiden ist also nicht möglich. Sicher ist nur, daß in beiden Fällen während der Bewegung Schleim ausgeschieden wird, wahrscheinlich (aber nicht sicher), daß zwischen der Schleimausscheidung und der Bewegung ein kausaler Zusammenhang besteht, in dem die Quellungsenergie des Schleims ausgenützt wird. — Die Färbung des Schleims mit Chinablau ist wohl wenig bedeutungsvoll. — Übergangsformen wären wichtig, aber sie existieren nicht. Die vom Verf. gemeinten Formen sind nicht bekannt. Er sagt nur: „auf feuchter Ackererde . . . lernte ich einmal eine dieser Formen kennen, deren stäbchenförmige Zellen durch ihre Bewegungen in ganz auffälliger Weise den Stäbchen der Polyangiden glichen". Daß bewegliche Stäbchen von Chroococcaceen den Polyangidenstäbchen gleichen, ist nicht zu leugnen. Was beweist dies aber? Wo bleibt der Schwarm? Wo bleiben die Cysten? Stäbchenförmige Zellen gibt es in allen möglichen Entwicklungsreihen; nichts spricht dagegen, daß es sich in diesem Fall um Konvergenz handelt. Selbst wenn bewiesen wäre, daß die Bewegungsweise in beiden Fällen auf dem gleichen Mechanismus beruht,

wäre dies — in Anbetracht aller anderen wesentlichen Unterschiede — kein Argument für verwandtschaftliche Beziehungen.

Es ist wohl besser, sich zu bescheiden. Nicht beim Studium der Polyangiden, sondern bei phylogenetischen Spekulationen über ihre Verwandtschaft. Der Phylogenie haftet immer ein gewisses Odium an, da sie eingestandenermaßen mit Wahrscheinlichkeiten arbeitet. Trotzdem kann sie Wertvolles erreichen, solange sie die Wahrscheinlichkeit nicht mit der Möglichkeit verwechselt. In dem Augenblick aber, wo sie mit Möglichkeiten operiert, ist sie nicht einmal heuristisch wertvoll, sondern bringt sich selbst in Mißkredit.

Durch diese Betrachtung soll aber nicht das Wertvolle und Anregende der Arbeit vergessen werden. Sie stellt die Grundlage für spätere Untersuchungen dar. L. Geitler (Wien).

Alphabetisches Namenverzeichnis

der in der Rubrik „Neue oder wenig bekannte Protisten“ bis Bd. 50 behandelten Formen.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

Archiv
für
Protistenkunde

Begründet von

Fritz Schaudinn

herausgegeben von

Max Hartmann und **Adolf Pascher**
Berlin Prag

50. Band, Heft 3

Mit 80 Abbildungen, 8 Kurven und 1 Schemata im Text und 7 Tafeln



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1925

Alle für die Redaktion bestimmten Sendungen (Manuskripte, Drucksachen usw.) werden entweder an Herrn Prof. Dr. ***M. Hartmann, Berlin-Dahlem****, Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, oder an Herrn Prof. Dr.* ***A. Pascher, Prag II****, Viničná 3a, erbeten.*

Ausgegeben am 1. April 1925.

Das „Archiv für Protistenkunde" erscheint zwanglos in Heften. Je 3 Hefte bilden einen Band. Jedes Heft wird je nach Umfang einzeln berechnet.

Inhalt. (Bd. 50, Heft 3)

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

